BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

20

N° 100 NOVEMBRE-DÉCEMBRE 1972

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements :

Abonnement Général : France, 260 F ; Étranger, 286 F.
Zoologie : France, 200 F ; Étranger, 220 F.
Sciences de la Terre : France, 50 F ; Étranger, 55 F.
Sciences de l'Homme : France, 45 F ; Étranger, 50 F.
Botanique : France, 40 F ; Étranger, 44 F.
Sciences Physico-Chimique : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 100, novembre-décembre 1972, Sciences de la Terre 20

Révision de *Combophyllum osismorum* M.E. et H., 1850 (Tétracoralliaire dévonien)

par Yves Plusquellec et Pierre Semenoff-Tian-Chansky *

Résumé. — Une révision de *Combophyllum osismorum* M. E. et H., espèce-type du genre, est présentée. Cette étude a été réalisée à partir du matériel original et d'une importante collection provenant de la localité-type. Elle a permis de préciser les caractères morphologiques, structuraux et microstructuraux de l'espèce. Les éléments radiaires de ce polypier discoïde sont des costo-septes dont la croissance est essentiellement centrifuge, distale et proximale. Ils sont constitués de trabécules disposées en éventail. La position stratigraphique de cette espèce est précisée (base du Dévonien moyen). Une révision critique des autres espèces connues de *Combophyllum* est proposée.

Резюме. — Пребставлена ревизия *Combophyllum osismorum* M. E. et H., тип рода. Эта работа была проведена по оригинальному материалу и крупной коллекции происходящей из типичного местонахождения. Она позволила уточнить морфологические, структурные и микроструктурные признаки вида. Радиальные элементы этого дискообразного коралла являются «костосептами» у которых направление возрастания было главным образом периферическим, дистальным и проксимальным. Радиальные элементы составлены из веерообразно расположенных трабекул. Стратиграфическое положение этого вида уточнено (низы среднего девона). Предложен критический обзор других видов *Combophyllum*.

Abstract. — A revision of *Combophyllum osismorum* M. E. & H., type-species of *Combophyllum*, is given. This study was carried out on the original material and on a large collection from the type-locality. It was possible to state precisely the morphological, structural and microstructural features of the species. The radiary elements of this discoid coral are costo-septa of which the growth direction is chiefly peripheric, distal and proximal. They are composed of trabeculae arranged in a fan-shaped pattern. The stratigraphical position of the species is accurately determined (lower part of the Middle Devonian). A critical revision of the other known species of *Combophyllum* is proposed.

La révision des Tétracoralliaires des collections de Verneuil (École des Mines, Paris) par P. Semenoff-Tian-Chansky et un travail de thèse sur ce groupe dans le Massif armoricain par Y. Plusquellec nous conduisent à présenter ici l'étude de *Combophyllum osismorum* Milne-Edwards et Haime, espèce-type de ce genre, dont la localité-type est située dans le Dévonien de la rade de Brest.

Cette espèce fut l'objet d'une révision rapide par D. Le Maître, en 1952 ; nous la reprenons sur un matériel abondant provenant de la localité-type et extrait de la gangue à la microsableuse SS. White.

* Y. Plusquellec, *Laboratoire de Paléontologie, Université de Bretagne Occidentale, UER Scientifiques, av. Le Gorgeu, 29 N Brest et RCP nº 240.*
P. Semenoff-Tian-Chansky, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

Matériel

L'étude des variations de *Combophyllum osismorum* porte sur l'examen des types et sur environ 150 spécimens provenant d'une part des collections Barrois de la Faculté Catholique de Lille (RAC 1 à 24), d'autre part de collections plus ou moins récentes dues aux géologues locaux et d'une série d'échantillons récoltés par niveaux à l'occasion du présent travail. Ces derniers spécimens sont conservés dans les collections du Laboratoire de Paléontologie de la Faculté des Sciences de Brest (LPB).

Échantillons originaux

Cinq spécimens appartenant à la collection de Verneuil ont été retrouvés à l'École des Mines (Paris) par le Dr W. A. Oliver en 1969. Aucun de ces échantillons ne correspond d'une manière parfaite à la figuration de Milne-Edwards et Haime. Dans ces conditions, nous désignons comme lectotype l'échantillon qui, par l'ensemble de ses caractères (diamètre 6,3 mm, nombre total de septes 34, fossule légèrement détériorée), correspond le mieux à la figuration vraisemblablement stylisée de ces auteurs.

Le matériel original est conservé à l'École nationale supérieure des Mines, Paris. La numérotation est celle adoptée par le CERPAB (Université d'Orsay).

Lectotype : n° e-102

Paralectotypes : n^{os} e-103, e-104, e-105, e-106.

Localité-type : position stratigraphique et coordonnées

La localisation géographique des échantillons-types de *Combophyllum osismorum* est peu précise, l'étiquette originale portant la mention « Le Fret (rade de Brest) ».

A notre connaissance, le seul niveau où cette espèce peut être récoltée dans la région du Fret est exposé en falaise au nord du village de Reun ar C'Hrank [1] en Lanvéoc, à quelque 800 m, à l'est du Fret (fig. 1).

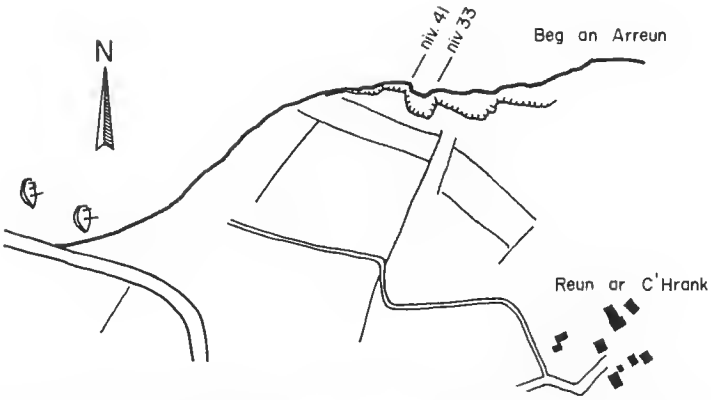


Fig. 1. — Localisation du gisement-type de *Combophyllum osismorum*.

1. Reun ar C'Hrank — la colline du crabe — est orthographié de façon diverse suivant les cartes et les utilisateurs : Run ar Chrane (1/80 000e — 1/50 000e), Reun ar C'Hrank (forme correcte — 1/25 000e), Reun ar Hang (panneau de signalisation des Ponts et Chaussées).

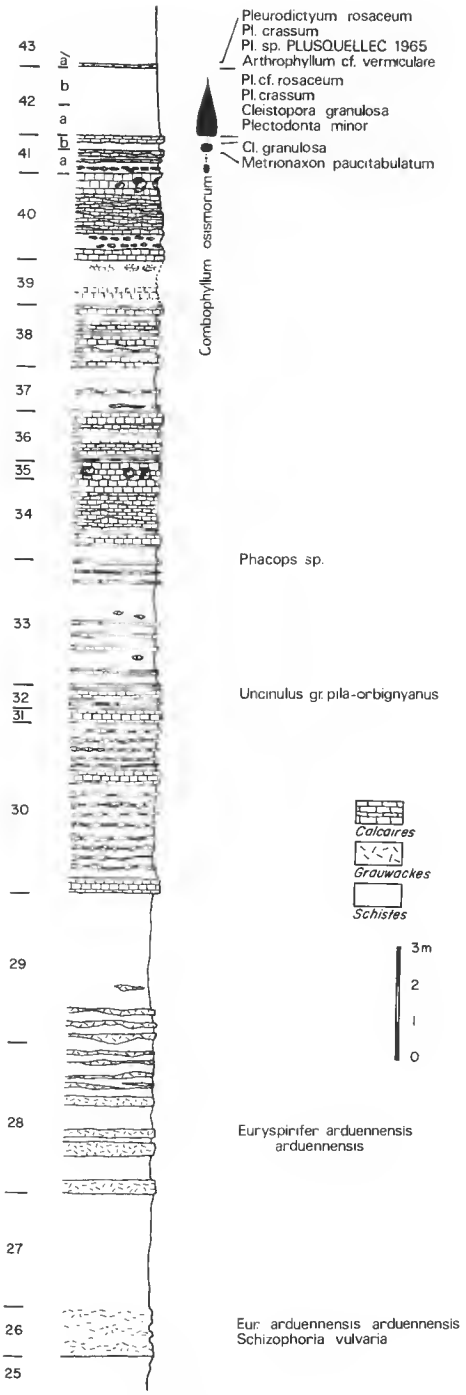


Fig. 2 — Reun ar C'Hrank en Lanvéoc : log partiel.

Coordonnées du gisement : long. 7G 59.6W, lat. 53G 64.6N.

Une succession à peu près continue — en falaise et sur l'estran — s'étendant de Beg an arreun [1] à l'est jusqu'au sillon (ero ar Fret) barrant l'étang du Fret, à l'ouest, montre des terrains du Siegenien supérieur, de l'Emsien et une partie importante du Dévonien moyen.

La position stratigraphique de la topozone à *Combophyllum* est indiquée sur le log partiel de la coupe de Reun ar C'Hrank (fig. 2).

Milne-Edwards et Haime, dans leur travail de 1851, placent le gisement-type dans le Dévonien inférieur.

Ch. Barrois (1877) situe ce gisement dans les « schistes de Porsguen » qu'il considérait alors comme Dévonien inférieur, avant de leur attribuer un âge eifélien en 1889.

La présence, dans les niveaux 26 et 28, d'*Euryspirifer arduennensis arduennensis* (Schnur) [2] indique qu'il s'agit d'Emsien supérieur (Em_3) ; dans le niveau 32, des exemplaires d'*Uncinulus* qui paraissent appartenir à une forme intermédiaire entre *U. pila* (Schnur) (Em_3 — CO^1a) et *U. orbignyanus* (de Verneuil) (CO^1b) — avec une tendance vers le pôle *orbignyanus* — pourraient marquer la zone limite entre Dévonien inférieur et Dévonien moyen.

Les niveaux 41 et 42 qui livrent *Plectodonta minor* (Roemer), *Pleurodictyum rosaceum* Le Maître, *Metrionaxon* et *Arthrophyllum* appartiennent, de façon à peu près certaine, au Dévonien moyen.

Arthrophyllum vermiculare (G. et H. Termier) est connu plus à l'est (Lanvoy sur la rivière du Faou) dans du Dévonien moyen (Babin, 1964 ; Morzadec, 1969) ; la forme de Reun ar C'Hrank lui est peut-être identique mais elle se présente malheureusement en moule interne.

Le genre *Metrionaxon* est signalé dans l'Eifélien de l'Eifel, les Bergischen Lande par Glinski (1963) et dans le Givétien inférieur de Pologne par Fedorowski (1965).

Le niveau à *Combophyllum osismorum* peut être considéré comme appartenant à la base du Dévonien moyen mais l'absence de formes caractéristiques telles que *Euryspirifer mosellanus* (Solle) et *Paraspirifer vultrijugatus* (Roemer), interdit toute autre précision sur sa place exacte dans le Convinien [3].

En plus de la localité-type Reun ar C'Hrank en Lanvéoc, Finistère (base du Dévonien moyen), un seul gisement est actuellement connu, c'est celui de Prioly (ou Prioldy) en Rosnoën (Finistère) où l'espèce paraît rare (4 échantillons récoltés). Le faciès et la faune de ce gisement permettent d'affirmer qu'il s'agit exactement du même niveau stratigraphique qu'à Reun ar C'Hrank.

Ch. Barrois (1877) signale un gisement de *Combophyllum osismorum* à Helleouet (Finistère), la localisation de ce toponyme nous est inconnue ; par contre, sur la carte topographique au 1/25 000e le Faou n° 5-6, figure un nom très voisin : Helleouet (au nord de l'île Tibidy), mais le Dévonien moyen qui affleure dans ce secteur ne correspond pas au niveau de Reun ar C'Hrank et *Combophyllum osismorum* n'y a pas été trouvé.

1. Pointe (du pays) sur la colline.

2. Les déterminations de Brachiopodes sont dues à P. Morzadec ; la coupe de Reun ar C'Hrank a été levée avec sa collaboration.

3. Pour les auteurs belges, la limite entre Dévonien inférieur et Dévonien moyen se situe entre Em_3 et CO^1a ; pour les auteurs allemands entre CO^1a et CO^1b.

HADROPHYLLIDAE Nicholson, 1889

Combophyllum osismorum Milne-Edwards et Haime, 1850

1850 — *Combophyllum osismorum* nov. gen., nov. sp., Milne-Edwards et Haime : LXVII.
1851 — *Combophyllum osismorum* M. E. et H., Milne-Edwards et Haime : 359, pl. II, fig. 2 *a-c*.
1877 — *Combophyllum osismorum* M. E. et H., Barrois : 93 (courte description).
1889 — *Combophyllum osismorum* M. E. et H., Barrois : 139 (liste).
1898 — *Combophyllum osismorum* M. E. et H., Barrois : 241 (liste).
1912 — *Microcyclus eifeliensis* (sic) Kayser, Collin : 433 (non décrit mais gisement précisé, détermination de Kerforne). Non *Microcyclus eifliensis* Kayser, 1872.
1937 — *Combophyllum osismorum* M.E. et H., Bassler : 196, pl. XXXII, fig. 26-28 (reprise de la figure originale).
1952 — *Combophyllum osismorum* M. E. et H., Le Maître : 44-45, 46-47, pl. II, fig. 10-12 (matériel du gisement-type, collection Barrois).
1952 — *Combophyllum osismorum* M. E. et H., Lecompte *in* Piveteau : 485, fig. 135 (reprise de la figuration originale modifiée).
1955 — *Combophyllum osismorum* M. E. et H., Jeffords : 10, fig. 2 (diagramme septal d'après la figuration originale).
1956 — *Combophyllum osismorum* M.E. et H., Hill *in* Moore : F 262, fig. 179-1 *a*, *b*, *c* (reprise de la figuration originale).

Nous avons retrouvé dans les collections de l'Institut géologique de Rennes des échantillons de *Combophyllum osismorum* déterminés *Microcyclus eifeliensis* Kayser (collection Collin) et *Microcyclus* sp.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Disposition septale

Face distale

La face distale montre clairement la symétrie bilatérale et dans bien des cas la disposition des septes en 4 secteurs. Le septe cardinal (C) logé dans une fossule profonde, rectangulaire, se manifeste chez les formes adultes par une ride très émoussée, peu élevée au-dessus des loculi interseptaux de la fossule. Il est toutefois facilement repérable sur le pourtour du polypier où il constitue une dent très nette et, quelquefois, dans la partie interne de la fossule où il forme un petit contrefort. Très souvent le septe cardinal est en retrait par rapport au contour général du polypier et cela ne semble pas résulter d'une usure des échantillons.

Sur les stades très jeunes, tous les septes ont sensiblement le même développement et la fossule cardinale n'est pas marquée. Au cours de la croissance centrifuge du squelette, le septe cardinal ne se développera qu'en longueur tandis que les autres septes s'accroîtront en longueur et en hauteur amenant une différenciation assez rapide de la fossule cardinale.

Les septes alaires (A), dirigés vers le centre du polypier, sont bordés, sur leur face « antipode », par une pseudo-fossule alaire, assez peu distincte, plus étroite du côté externe

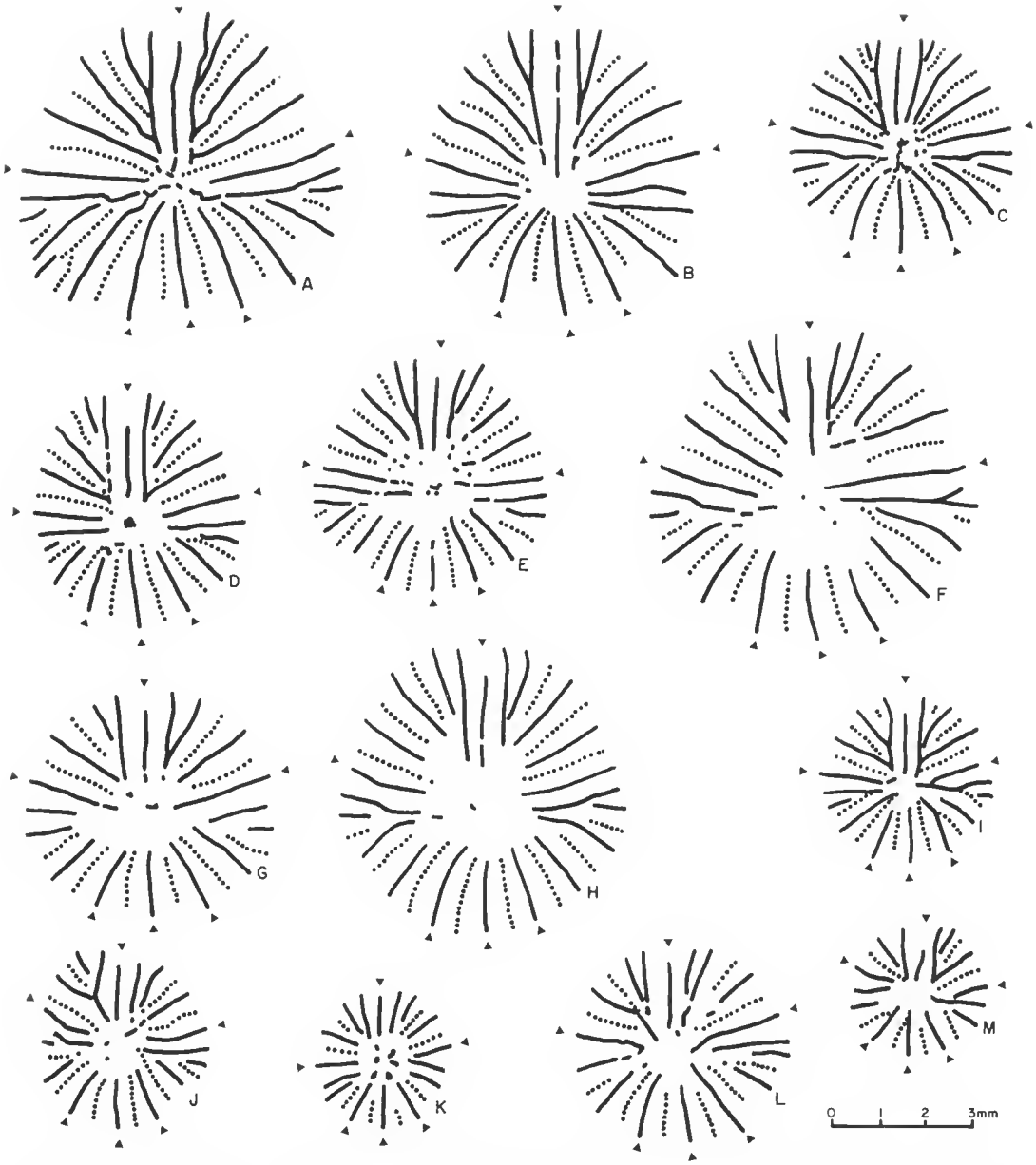


Fig. 3. — Diagrammes septaux de la face proximale chez *Combophyllum osismorum*. Septes majeurs en trait plein, septes mineurs en pointillé. Les triangles indiquent les septes cardinal, alaires, périantipodes et antipode.

A : éch. LPB 2190 ; B : éch. RAC 7 ; C : éch. LPB 2224 ; D : éch. LPB 2246 (présence d'une protubérance centrale) ; E : éch. LPB 2180 ; F : éch. LPB 2174 ; G : éch. LBP 2220 ; H : éch. LPB 2175 ; I : éch. LPB 2233. (Remarquer la présence exceptionnelle de septes mineurs entre les deux derniers métaseptes formés dans le secteur cardinal.) J : éch. LPB 2166 ; K : éch. LPB 2196 ; L : éch. LPB 2168 ; M : éch. LPB 2234.

que du côté interne, comme chez la plupart des Tétracoralliaires dont l'insertion septale pennée est visible dans cette région. C'est la présence de cette pseudo-fossule qui permet de repérer le septe alaire. Les septes antipode (K) et périantipodes (P) ne diffèrent pas des septes majeurs voisins. Le septe antipode se trouve dans le prolongement du septe cardinal.

Dans les secteurs cardinaux et antipodes se trouvent les septes majeurs et les septes mineurs. Entre 2 septes majeurs voisins s'intercale un septe mineur qui, dans la plupart des cas, est seulement repérable par la dent qu'il constitue sur la périphérie du squelette. Exceptionnellement, certains septes mineurs ne donnent pas naissance à une dent sur le pourtour des polypiers ; ils sont alors invisibles du côté calicinal ; cette disposition est liée à une crête septale qui n'atteint pas la périphérie du polypier sur la face proximale.

Les septes mineurs alternent régulièrement avec les septes majeurs sauf en deux endroits :

— dans les zones de bourgeonnement septal (près du septum cardinal et des septa alaires), entre les deux derniers septes majeurs constitués où ils ne se développeront que plus tardivement ;

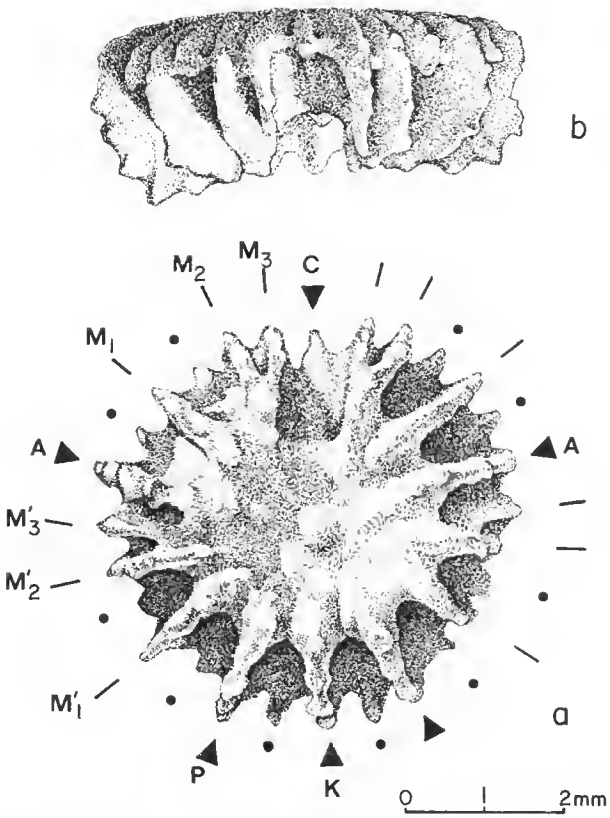


Fig. 4. — Orientation et nomenclature des septes chez *Combophyllum osismorum*. Éch. LPB 2218 : vue distale (a) ou calicinale et vue latérale cardinale (b). La figure b a été orientée de manière à ce que les mêmes septes soient face à face.

— entre le septe cardinal et les septes majeurs adjacents, et entre les septes alaires et le dernier septe majeur formé du côté antipode où ils n'existent jamais.

On remarquera que le secteur « antipode-périantipode » ne se distingue en rien morphologiquement d'un loculus interseptal normal, chacun contenant un septe mineur.

L'exemplaire de la figure 4 montre que du septe alaire (A) au septe cardinal (C) on rencontre un septe mineur, un septe majeur (M_1), un septe mineur, un septe majeur (M_2), un septe majeur (M_3) et le septe cardinal (C).

Le septe M_3 ne peut être, à notre avis, considéré autrement que comme un septe majeur ; il prend appui très nettement sur M_2 — les septes mineurs sont bien indépendants — et il a une hauteur très importante, ce que n'ont pratiquement jamais les septes mineurs. En effet, ces derniers apparaissent, dans la majorité des cas, comme une protubérance noduleuse à la périphérie du polypier et ne se prolongent que très exceptionnellement, vers le centre, par une crête dans l'espace limité par deux septes majeurs.

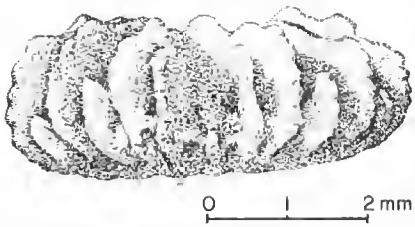


Fig. 5. — *Combophyllum osismorum*. Éch. LPB 2220 : vue cardinale. Explication dans le texte.

Seuls de rares spécimens (LPB 2249) sont pourvus de quelques septes mineurs aberrants qui s'élèvent très nettement au-dessus de la muraille ; mais à notre connaissance, cette particularité n'affecte jamais l'ensemble des septes mineurs d'un individu. L'échantillon LPB 2220 (fig. 5) présente des septes mineurs de plus en plus élevés au fur et à mesure de leur apparition. Il semblerait donc que le dernier septe formé, dans la région cardinale, soit un septe mineur, contrairement à ce qui a été admis plus haut ; mais ce spécimen est exceptionnel et de très nombreux exemplaires, ayant un nombre de septes supérieur ou égal à celui-ci, ne montrent pas cette particularité.

Un dernier argument nous est fourni par l'échantillon LPB 2233 dont la formule septale est identique à celle de la figure 4, et chez lequel on devine, sur la face distale, entre les deux derniers septes formés M_2 M_3, l'ébauche d'un septe mineur qui est nettement marqué, en outre, par un bourrelet sur la face proximale. Cela représente un cas intermédiaire caractérisé par l'alternance septe majeur — septe mineur jusqu'au M_3 avant toute ébauche du M_4.

Au contact du septe alaire, dans la zone de bourgeonnement septal, la disposition est en tous points identique à celle observée au contact du septe cardinal. On remarque très bien sur la figure 4 la dernière lame septale formée (M'_3) s'élevant au-dessus de la muraille, surpassant en dimension les septes mineurs, s'appuyant sur M'_2 et disposée suivant une direction qui ne passe pas par le centre du polypier. M'_3 doit donc être considéré comme un septe majeur.

Entre M_2 et M_3, M'_2 et M'_3, s'intercaleront ultérieurement au cours de la croissance des septes mineurs et apparaîtront de nouveaux septes majeurs M_4 et M'_4...

Les septes majeurs sont toujours très visibles à la périphérie du polypier mais, sur la plate-forme calicinale, ils sont plus ou moins repérables. Généralement, au niveau où les septes se soudent pour former la plate-forme, ils s'épaississent avant de s'amincir à nouveau vers le centre du squelette.

Les variations de la morphologie septale sur la plate-forme calicinale s'établissent comme suit :

— septes non visibles ;
— septes représentés seulement par une rangée de nodules ;
— septe antipode seul visible ; il se prolonge jusqu'à la protubérance columellaire ;
— seuls les derniers septes majeurs formés dans le secteur cardinal sont nets ; ils constituent deux crêtes disposées symétriquement qui se rejoignent sur la columelle ;
— le septe antipode, les septes alaires et les septes bordant la fossule cardinale ont un relief plus accentué que les autres septes ;
— tous les septes ont le même relief, plus ou moins accentué.

On voit très mal, dans la plupart des cas, les relations chronologiques entre les différents septes, excepté au contact de la fossule cardinale et des pseudo-fossules alaires où le dernier septe formé prend appui sur le précédent. De rares exemplaires donnent une image complète de la disposition pennée des septes (éch. LPB 2234, pl. 11, fig. 7).

Face proximale

La face proximale est plane, convexe ou déprimée au centre. Contrairement à ce que l'on observe chez la plupart des Tétracoralliaires, au lieu d'une muraille à rides concentriques (épithèque des auteurs), la face proximale de *Combophyllum* présente des côtes dont la disposition est rayonnante en première approximation. Chaque côte de la face proximale correspond à un septe, majeur ou mineur, sur la face distale ; il y a donc autant de côtes que de septes. Toutefois, dans les zones de bourgeonnement septal, le dernier septe formé est souvent bien visible sur la face proximale tandis que l'on devine à peine, sur la face calicinale, un élargissement périphérique du septe majeur bordant la fossule.

L'extension des crêtes septales (côtes) est variable sur la face proximale : ces dernières occupent toute la surface et se rejoignent au centre du polypier (équivalent de l'apex chez une forme non discoïde) ou bien elles n'en occupent qu'une partie et se résolvent alors généralement en granules plus ou moins épars. L'extension des septes est, en général, plus grande dans la moitié cardinale (ACA).

La correspondance des côtes et des septes observés sur la face calicinale est facile à établir sur le pourtour du polypier, mais vers le centre des anastomoses se produisent très souvent et il peut être malaisé sinon impossible de savoir à quel septe correspond la côte. Il faut remarquer que le trajet de la partie costale des éléments radiaires est beaucoup plus rectiligne que celui de la partie septale. Les septes, bien développés en hauteur, peuvent se gauchir tandis que les côtes très basses et proches du disque basal n'en ont pas la possibilité.

Parallèlement à la côte correspondant au septe cardinal existent presque toujours deux longues crêtes qui correspondent aux extrémités internes de plusieurs côtes dont la disposition simule une ride continue.

Dans la moitié antipode (AKA), les côtes se soudent rarement sauf au contact du costo-

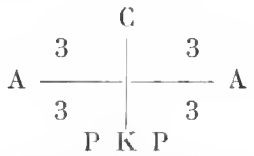
septe alaire, région où le costo-septe M'n incorpore en une crête continue la portion interne du costo-septe M'n-1 et quelquefois celle de M'n-2 (n désignant le dernier septe formé, n-1 l'avant-dernier, etc.).

D'une façon générale, il y a dans ce secteur une alternance régulière des côtes majeures et mineures non jointives et plus ou moins rayonnantes. La disposition pennée des côtes devient sensible quand des anastomoses de rides costales se produisent contre le septe cardinal et les septes alaires. Les côtes correspondant aux septes cardinal, alaire et antipode, ne se distinguent pas spécialement des autres côtes, ni par leur épaisseur, ni par leur longueur. De même les côtes se rapportant aux septes majeurs sont identiques à celles des septes mineurs, et la véritable opposition entre septes majeurs et septes mineurs provient du fait que ces derniers sont, dans l'ontogénie, postérieurs aux couples de septes majeurs entre lesquels ils s'intercalent.

Formule septale

Compte tenu de l'interprétation ci-dessus, les formules septales (cf. tableau 1) seront établies en indiquant seulement les septes majeurs observés dans chaque quadrant, en comptant tout septe dont la croissance se trouve ébauchée (l'observation en est alors plus facile sur la face proximale).

Par exemple, l'échantillon LPB 2218 (fig. 4) aura pour formule septale :



Il apparaît, en examinant les figures données par Carruthers (1906), Duerden (1906), Faubot (1909), Schindewolf (1942, 1952) pour de nombreuses espèces de Tétracoralliaires, que les formules septales sont caractérisées par un nombre de septes égal dans les quatre secteurs ou plus élevé dans les secteurs antipodes. Contrairement à ces exemples nombreux, *C. osismorum* présente soit un nombre égal de septes, soit un retard des secteurs antipodes par rapport aux secteurs cardinaux.

L'examen des formules septales montre que 1/3 des échantillons possède un nombre identique de septes dans les quatre secteurs « productifs », 1/3 présente une avance dans les secteurs cardinaux et 1/3 présente des formules non symétriques avec généralement un seul secteur en retard ou en avance sur les trois autres (dans 80 % des cas, les secteurs cardinaux sont en avance). En règle générale, le développement marque une tendance à être plus rapide dans les secteurs cardinaux.

Ornementation septale

Sur la face calicinale, seuls les septes majeurs montrent une ornementation ; sur la face proximale, les côtes correspondant aux deux types de septes en sont pourvues.

L'ornementation des septes semble un caractère constant de *Combophyllum osismo-*

rum, une ornementation très difficilement décelable ou absente coïncidant avec des échantillons plus ou moins usés par le dégagement à la microsableuse, abrasion qui se produit lorsque la partie superficielle du test est altérée.

Sur le bord libre du septe, l'ornementation est constituée de nodules — rarement d'épines — ayant une tendance à être légèrement transverses. Cette ornementation se retrouve, quoique de façon plus discrète, sur la partie interne du septe correspondant à la plate-forme calicinale, quand toutefois le septe y est matérialisé. Le nombre de nodules sur la partie libre d'un septe adulte se situe autour de 7-8.

Les faces latérales des septes montrent des carènes dont les nodules du bord distal sont le prolongement, carènes très couchées à la périphérie de la lame septale, et qui se redressent du côté interne de celle-ci. Il y a une disposition en éventail des carènes et une ornementation du bord distal du septe tout à fait comparable à ce qui existe chez *Porpites porpita*. Sur la face proximale, la partie costale de l'élément radiaire porte un nombre de nodules supérieur à celui de la partie septale (souvent plus de 10). On observe parfois entre les côtes des petites dépressions.

Plate-forme calicinale

Au centre du polypier se trouve un disque surélevé par rapport au disque basal et constitué dans la région axiale par la soudure des éléments radiaires, et à la périphérie par la coalescence des parties distales, renflées, des septes majeurs : la plate-forme calicinale. Celle-ci surplombe nettement les loculi interseptaux (fig. 4).

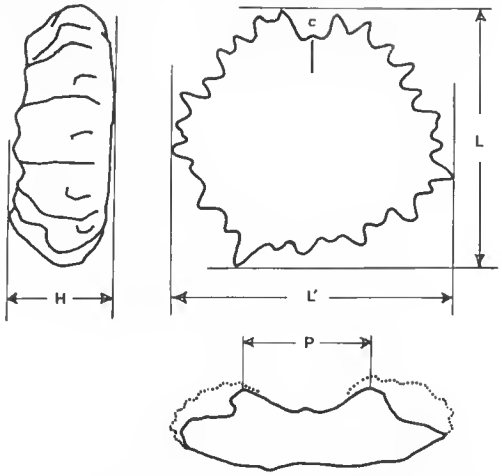


Fig. 6. — Les mensurations ; méthode utilisée : orientation par rapport au septe cardinal.

En plus des aspects divers dus aux crêtes septales et qui ont été étudiés plus haut, les variations de la plate-forme proprement dite portent sur sa concavité et sur la présence ou l'absence d'une protubérance columellaire.

Du point de vue du profil de la plate-forme calicinale, on peut distinguer des échantillons ayant une plate-forme fortement concave, faiblement concave, plane ou convexe.

L'étude du tableau II montre que la concavité est étroitement liée à la taille des échantillons (représentée par L', cf. fig. 6) ; chez les jeunes spécimens, la plate-forme est convexe ou plane, chez les spécimens de taille moyenne, la concavité est faible, elle devient forte chez les formes de grande taille.

Il n'y a aucune relation entre la concavité et l'absence ou la présence de la protubérance columellaire. Cette dernière, située au centre de la plate-forme calicinale, est très nette sur environ 60 % des échantillons ; elle est discrète sur 27 % et est absente dans 14 % des cas. On peut donc considérer qu'il y a une protubérance columellaire plus ou moins nette chez à peu près 85% des spécimens et ce fait mérite d'être souligné car cette particularité typique de l'espèce *osismorum* n'est pas signalée dans la diagnose originale (« le calice est subplan et présente dans son milieu une petite concavité »), ni dans la diagnose du genre donnée en 1851 (« Pas de columelle »), ni dans la révision de D. Le Maître (« Face distale plate convexe avec petite dépression centrale profonde »).

Si l'on étudie les variations du caractère columelle en fonction de la stratigraphie (cf. tableau III), il semble, malgré le nombre relativement faible d'échantillons récoltés dans certains niveaux, qu'il y ait une évolution marquée par une raréfaction des formes dépourvues de columelle.

L'influence du milieu de sédimentation n'a sans doute aucun rôle dans les modifications de ce caractère puisque la minéralogie des quatre niveaux est très voisine :

Niv. 41 *a* = Quartz, Chlorite, Pyrophyllite, Calcite
Niv. 41 *b* = Quartz, Chlorite, Pyrophyllite, Calcite
Niv. 42 *a* = Quartz, Chlorite, Pyrophyllite, Calcite, traces de Kaolinite
Niv. 42 *b* = Quartz, Chlorite, Pyrophyllite

L'absence de Calcite au sommet du niveau 42 annonce une longue phase de sédimentation argileuse.

L'examen des variations de la protubérance columellaire ne permet pas de scinder *Combophyllum osismorum* en plusieurs espèces puisque, même si ce caractère semble évoluer progressivement, on trouve à tous les niveaux des formes qui restent dépourvues de columelle. On ne peut attribuer une valeur générique à ce caractère : il permet tout au plus de distinguer des morphotypes dont l'intérêt paraît assez restreint, les différentes formes étant toujours associées.

Muraille

Elle est de type septothécal, comme on le verra plus loin, et elle constitue le disque basal.

Contour du polypier

Le contour du polypier qui, dans le détail, présente des « dents » correspondant aux septes majeurs et mineurs et un rentrant assez marqué au niveau du septe cardinal, est subcirculaire ou encore divisé en deux zones : une moitié antipode (AKA) au contour sensiblement semi-circulaire et une moitié cardinale (ACA) plus ou moins trapézoïdale.

Tératologie

Deux échantillons (LPB 2194 et RAC 11) possèdent une morphologie aberrante : le premier a une plate-forme calicinale pratiquement inexistante, une épaisseur (H) très forte et une fossule cardinale très longue et très profonde. Le second exemplaire montre des septes épais, boursouflés et qu'il est impossible d'identifier.

ÉTUDE DE LA MACROSTRUCTURE EN LAMES MINCES

La particularité la plus frappante que l'on observe en coupe transversale chez *Combophyllum osismorum* est la présence d'une sorte de structure axiale — formée d'un petit nombre de septes — plus ou moins indépendante de la zone périphérique. Dans cette dernière apparaît l'ensemble des septes lorsque la coupe est proximale, et seulement les septes majeurs, lorsqu'elle est distale (voir fig. 7 à 12).

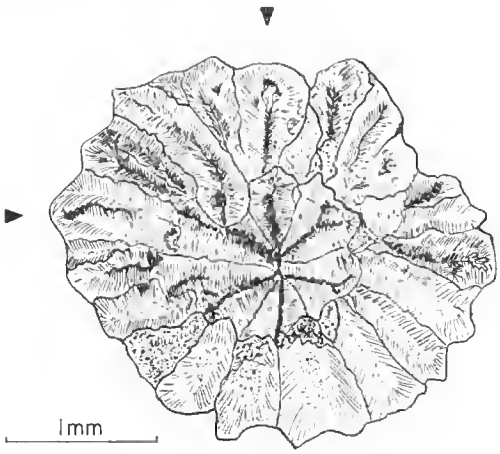


Fig. 7. — Éch. LPB 2276 : Coupe proximale dans un échantillon de faible diamètre (L′ = 3 mm). Zone centrale occupée par les 6 protoseptes en disposition hexamère régulière. Les septes périantipodes et alaires montrent un début de division. Les zones centrale et périphérique sont bien individualisées.

La structure axiale apparaît bien individualisée dans la plupart des coupes proximales et moyennes. Dans les coupes distales, on n'observe aucune discontinuité entre l'axe et la périphérie du polypier : les lames septales de la zone axiale se prolongent par des septes majeurs dans la zone périphérique (fig. 12).

Les coupes transversales proximales, qui montrent — du fait de la forme discoïde du polypier — les différents stades de croissance sur une même section, permettent les remarques suivantes :

— La zone centrale est occupée par un nombre restreint de septes : les septes principaux (protoseptes) et la partie interne de quelques métaseptes.

— La disposition régulièrement radiée des septes principaux, qui sont au nombre de six, est assez commune, mais ils ne convergent jamais en un seul point. Une telle disposition permet d'avancer qu'il s'agit bien des 6 protoseptes, et constitue par ailleurs un argument appréciable en faveur de l'existence de ce nombre de protoseptes chez les Tétracoralliaires [1].

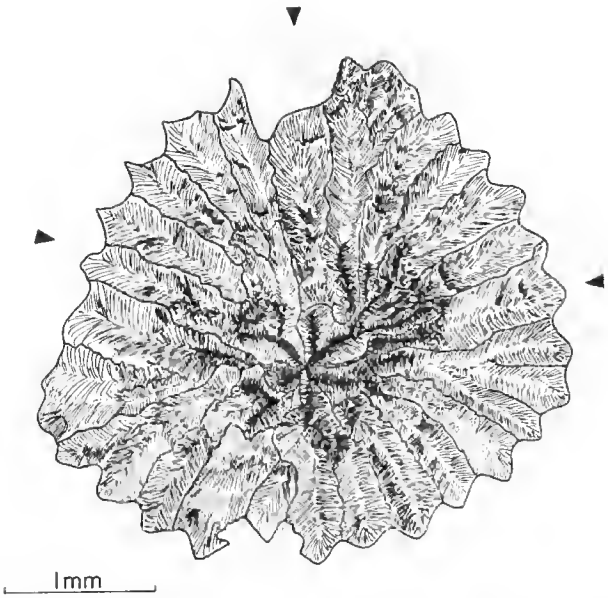


Fig. 8. — Éch. LPB 2288 : Coupe transversale proximale. Zone centrale relativement mal individualisée. On reconnaît cependant les 6 protoseptes. A la limite des deux zones, les septes présentent des irrégularités, comme si ceux de la zone centrale étaient gênés dans leur croissance par ceux de la zone périphérique. Ces derniers sont régularisés.

— Il y a des discontinuités entre les septes de la zone centrale et ceux de la zone périphérique et ils ne se trouvent pas toujours dans le prolongement l'un de l'autre. Certains butent franchement contre la zone externe ou se recourbent comme s'ils étaient gênés dans leur croissance.

— On observe parfois au contact entre la zone centrale et la zone externe des centres de calcification supplémentaires ou dédoublés — parfois également, au contact entre les deux zones, des plages grises apparemment sans structure.

— Sur les coupes franchement proximales, les dichotomies donnant naissance aux métaseptes majeurs sont visibles, mais cette disposition est évidente sur les coupes distales :

1. L'un de nous (Y. P.) qui a présenté, à l'occasion d'une récente étude sur *Microcyclus*, la conception d'un polypier à 4 protoseptes, se rallie à la théorie des 6 protoseptes après avoir remarqué que les septes alaires et les septes principaux latéraux à l'antipode (= périantipodes) se bifurquent de façon similaire et sont à l'origine des 4 zones de formation des métaseptes. Ils méritent donc pleinement la qualification de protoseptes.

les métaseptes s'insèrent en 4 points du septarium, à la manière classique des Tétracoralliaires.

— Le mode de formation des septes mineurs est assez confus ; on peut voir toutefois sur la plupart des coupes qu'ils prennent naissance en face des fourches formées par la dichotomie de la « ligne noire » des septes majeurs et qu'ils ne sont pas reliés à celle-ci (fig. 10).

— Il est possible que certaines coupes (fig. 9) montrent des septes d'un 3e ordre comme en a remarqué l'un de nous (Y. P.) chez un *Combophyllum* d'Espagne (Ph. Marin et Y. Plusquellec, *à paraître*). En effet, dans le secteur antipode droit et gauche de l'échantillon LPB 2346, entre le septe antipode et les périantipodes, on observe 3 septes, soit un septe mineur flanqué d'une paire de septes d'ordre 3. Cette disposition est rare chez les Tétracoralliaires et n'a encore jamais été signalée chez les Hadrophyllidae.

— Les sections nettement distales montrent uniquement les protoseptes et les métaseptes majeurs.

— La muraille est du type septothéeal ; elle est constituée par les parties épaissies et contiguës des costo-septes.

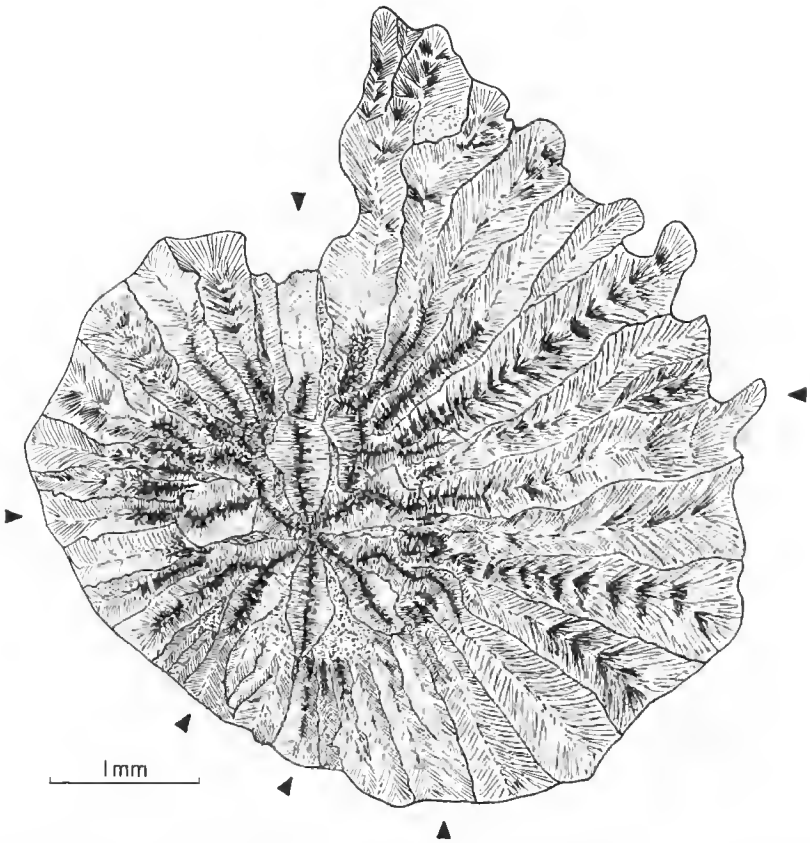


Fig. 9. — Éch. LPB 2346 : Coupe transversale proximale. Zone centrale bien individualisée. De part et d'autre des septes périantipodes on reconnaît des septes de 3e ordre ébauchés ou entièrement formés.

La formation relativement indépendante des zones centrale et externe et la dualité qui en résulte suggèrent que la zone centrale est homologue de celle de la plupart des Tétracoralliaires à structure axiale. Un argument de taille confirme cette hypothèse : dans les deux cas, les éléments radiaires de la structure axiale ont une origine *septale*.

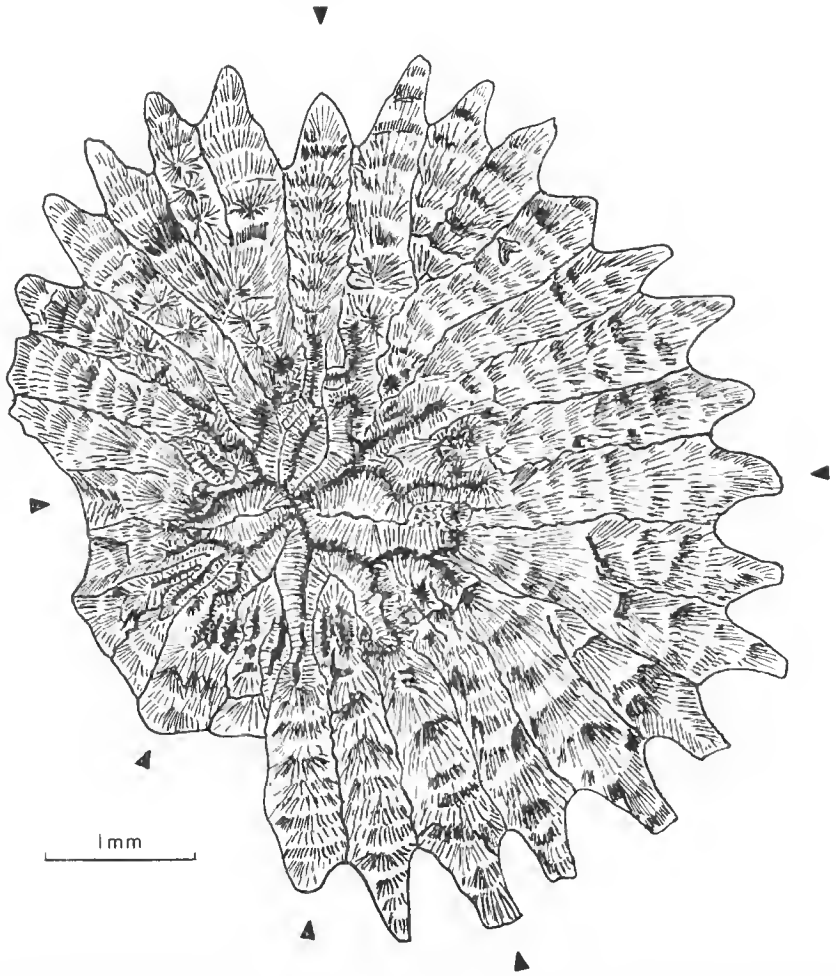


Fig. 10. — Éch. LPB 2283 : Coupe transversale proximale. Comparer avec la photo de la même lame (pl. V, fig. 1). A la limite des zones centrale et périphérique se trouvent des centres de calcification qui ne peuvent apparemment être rattachés à aucun septe. Au centre du polypier, on reconnaît les 6 protoseptes malgré leur disposition dissymétrique.

Pour Schindewolf (1942 : 45, 46, pl. 18, fig. 1), la microstructure de *Verbeekia australis* (Beyrich) (= *Verbeekiella*, Permien supérieur, Timor) montre que les lamelles radiaires de cette espèce s'étaient formées en direction centrifuge, alors que les bords internes des septes avaient eu une croissance centripète. Pour cet auteur, la direction de croissance des

lamelles radiaires est également opposée à celle des septes chez les Clisiophyllidae (= Aulophyllidae).

De nombreuses observations que nous avons faites sur ce groupe (Semenoff-Tian-Chansky, 1969) corroborent cette interprétation. Toutefois, nous ne croyons pas que les structures axiales de ces polypiers puissent être considérées comme de « vraies columelles » dont l'origine est indépendante de celle du septarium. D'après nos observations, les lamelles radiaires de la structure axiale des Aulophyllidae ont bien une origine septale à la base du polypier, mais, au cours de l'ontogenèse, la structure axiale acquiert une indépendance par rapport au septarium : les lamelles radiaires ne suivent pas régulièrement l'ordre d'appa-

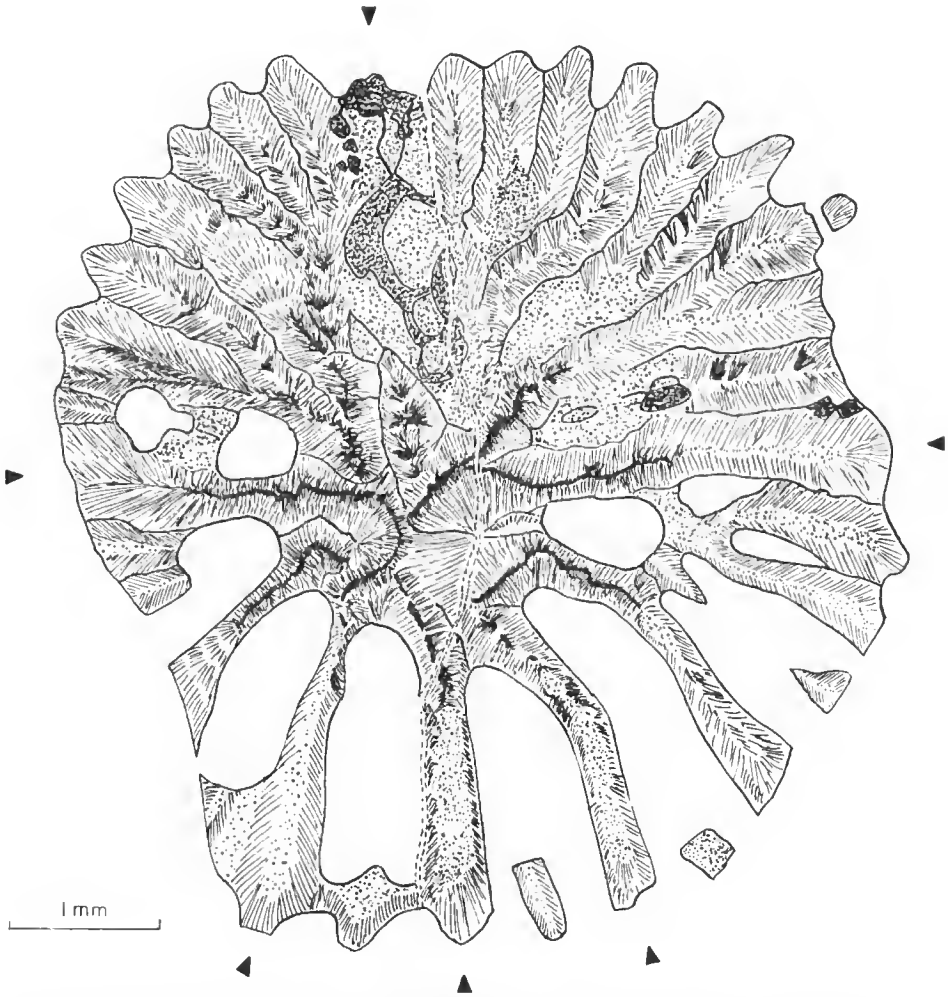


Fig. 11. — Éch. LPB 2280 : Coupe transversale légèrement oblique. Du côté cardinal, elle est encore proximale bien qu'elle passe déjà à travers la fossule, alors qu'elle est distale du côté antipode.

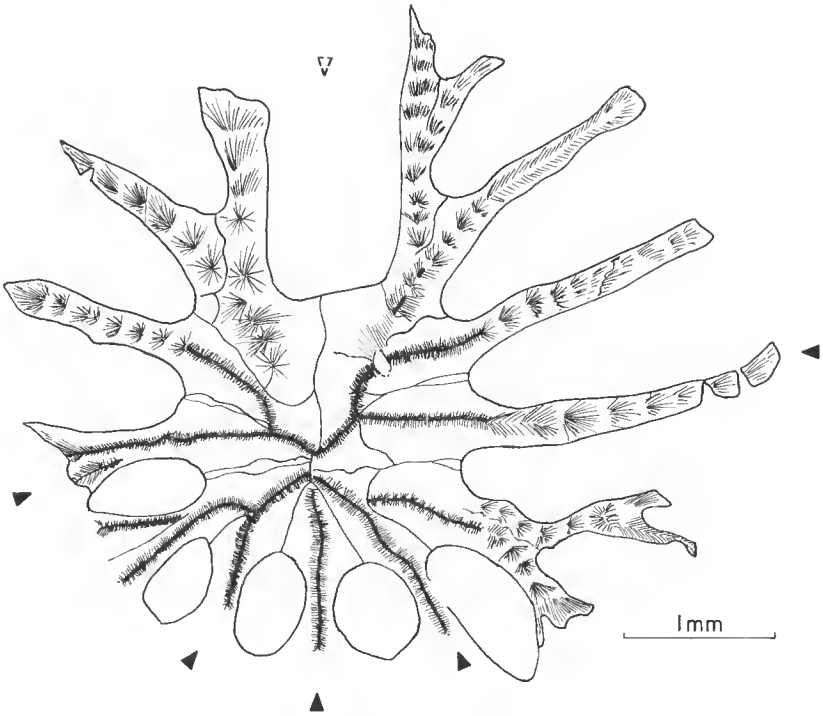


Fig. 12. — Éch. LPB 2347 : Coupe transversale distale. Dans cette région du polypier, il y a continuité entre les « lames septales » du centre et les septes de la périphérie. La coupe passe nettement au-dessus du septe cardinal.

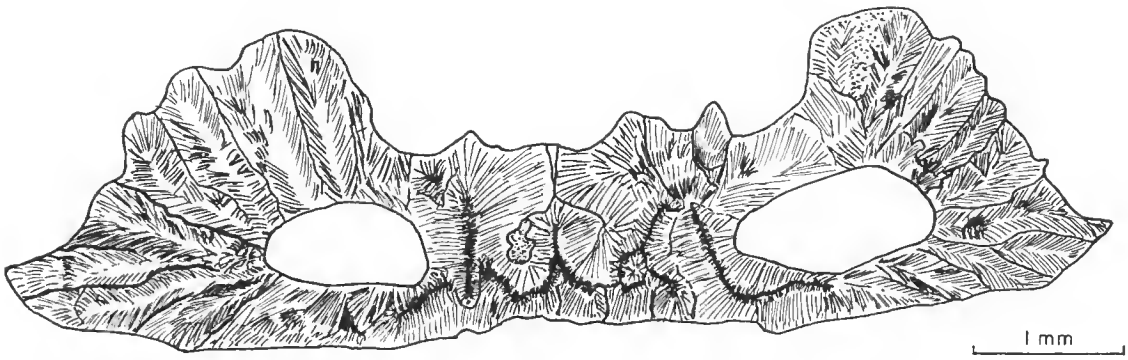
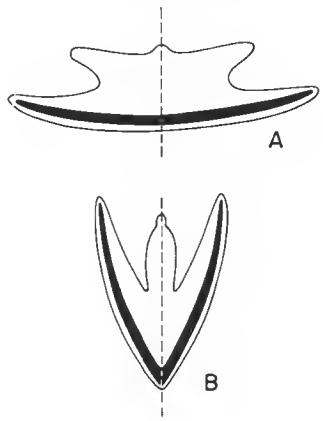
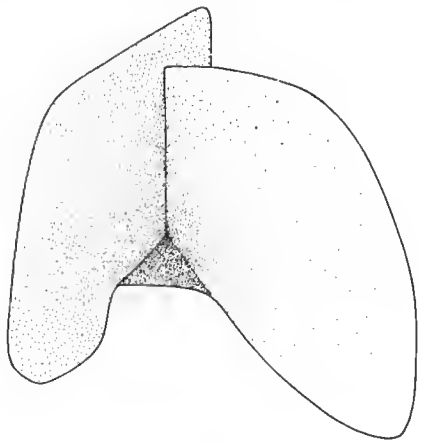


Fig. 13. — Éch. LPB 2279 : Coupe longitudinale perpendiculaire au plan de symétrie. Les trabécules des costo-septes sont nettement disposées en éventail. Elles sont plus inclinées dans la partie costale que dans la partie septale. Au centre, lignes noires verticales (zones médianes des lames septales) ; d'autres sont plus ou moins horizontales ou encore « géniculées » (voir texte p. 430 et fig. 15). Remarquer les courtes trabécules costales de la partie axiale du polypier.

rition des septes et, d'autre part, les directions de croissance sont effectivement opposées. Chez les Aulophyllidae, on constate enfin que la direction de croissance des lamelles radiaires est perpendiculaire aux tabellae, alors que dans les septes elle est perpendiculaire aux dissépiments, et parfois à certains planchers.



14



15

Fig. 14. — Représentation schématique d'un *Combophyllum* (A) replié en entonnoir (B) afin de montre l'homologie entre la plate-forme et la columelle de certains polypiers coniques, ainsi que la faible différence fondamentale d'architecture du squelette existant entre *Combophyllum* et une forme du type *Turbinolia*. Le trait noir épais représente la muraille.

Dans un but similaire, afin de comparer un polypier discoïde (*Microcyclus clypeatus*) à un polypier conique, Birenheide (1971 : 505, fig. 5) a imaginé d' « ouvrir » jusqu'à un angle de 180° un polypier de forme conique.

Fig. 15. — Tentative de représentation, dans la partie axiale du polypier, de deux surfaces correspondant à la localisation des centres de calcification des trabécules dans les lames septales. La surface de droite fait un coude à la partie inférieure, visible sous forme d'un dièdre.

Il ressort de ces remarques que, chez *Combophyllum*, c'est bien la croissance centrifuge des septes qui confère à ce genre l'une de ses singularités. Du reste, cette direction n'est pas liée à une disposition particulière de l'endothèque, inexistante dans ce genre.

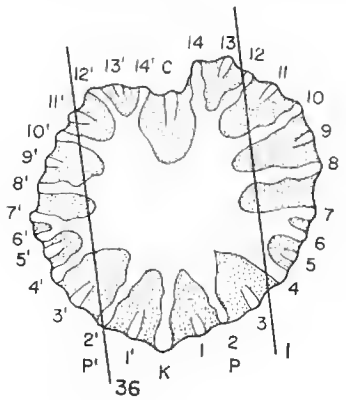


Fig. 16. — Éch. LPB 2286 : Vue distale schématique. Numération simplifiée des septes, indiquée dans les coupes sériées de la figure 17. Disque basal en pointillé. Plate-forme et septes en blanc. Les sections tangentielles de la figure 17 ont été réalisées depuis la coupe 1 jusqu'à la coupe 36 indiquées par des traits.

La plate-forme calicinale surplombante — élément structural inconnu jusqu'ici chez les autres polypiers — est peut-être en fait l'équivalent d'une columelle septale (selon la terminologie proposée par Schouppé et Stacul, 1961 : 270) des polypiers coniques.

L'analogie semble évidente si l'on se représente par la pensée un *Combophyllum* replié en entonnoir à la manière d'un papier filtre (fig. 14).

Cette interprétation implique que ce qui à première vue peut être considéré comme une columelle n'est en fait qu'un élément mineur et facultatif de celle-ci. Cette petite protubérance, rarement composée, correspond à la partie saillante d'une ou plusieurs lames septales. Le plus souvent, il semble qu'il s'agisse de l'axial-septum.

Les coupes longitudinales n'apportent pas de données supplémentaires à la connaissance de l'organisation septale.

Les « perforations » observées dans les septes de certaines de ces coupes (fig. 13) sont dues au passage des sections par les dépressions latérales des septes.

Les coupes tangentielles en série effectuées dans un échantillon (fig. 16 et 17) montrent que les septes sont renflés distalement et présentent vers leur milieu une forte constriction mais ne sont aucunement perforés (pl. V, fig. 3 et 4). Les parties distales renflées sont du reste jointives dans la plupart des échantillons, au moins vers le milieu du polypier, et ont ainsi contribué à la formation de la plate-forme.

MICROSTRUCTURE

En lames minces, les éléments radiaires constitués de trabécules jointives — parfaitement visibles, disposées en éventail (fig. 13 ; pl. VI, fig. 1a) — montrent des aspects quelque peu variables suivant l'orientation de la coupe et le secteur observé.

Les coupes longitudinales passant par le plan de symétrie (C-K) ou par le plan médian de deux septes opposés montrent qu'il existe, même dans la région tout à fait axiale du polypier, des trabécules très courtes à direction de croissance orientée vers la face inférieure (fig. 13). Les coupes longitudinales recoupant perpendiculairement à leur plan des septes de la zone axiale présentent la même disposition. Une gerbe de fibres est insérée au point le plus inférieur de la « ligne noire » médiane du septe (pl. VI, fig. 1b, 2b).

La région de l'élément radiaire constituée par les trabécules à directions de croissance distale et périphérique et celle constituée par les trabécules à croissance proximale correspondent respectivement aux parties septale et costale des éléments radiaires que l'on peut considérer comme des costo-septes. On peut noter que chaque trabécule de la partie costale des éléments radiaires se présente comme un bouquet de fibres, aux limites parfois peu précises, tandis que dans la partie septale, les trabécules ont, en coupe longitudinale, un aspect penné.

Certaines coupes longitudinales montrent dans la région axiale des portions de « ligne noire » horizontale repliées distalement : l'interprétation en est délicate. On peut penser que la surface correspondant aux centres de calcification des trabécules montre, dans la zone où le septe prend naissance, une sorte de géniculation (fig. 15).

En coupe transversale, l'écartement des trabécules varie avec la position de la section

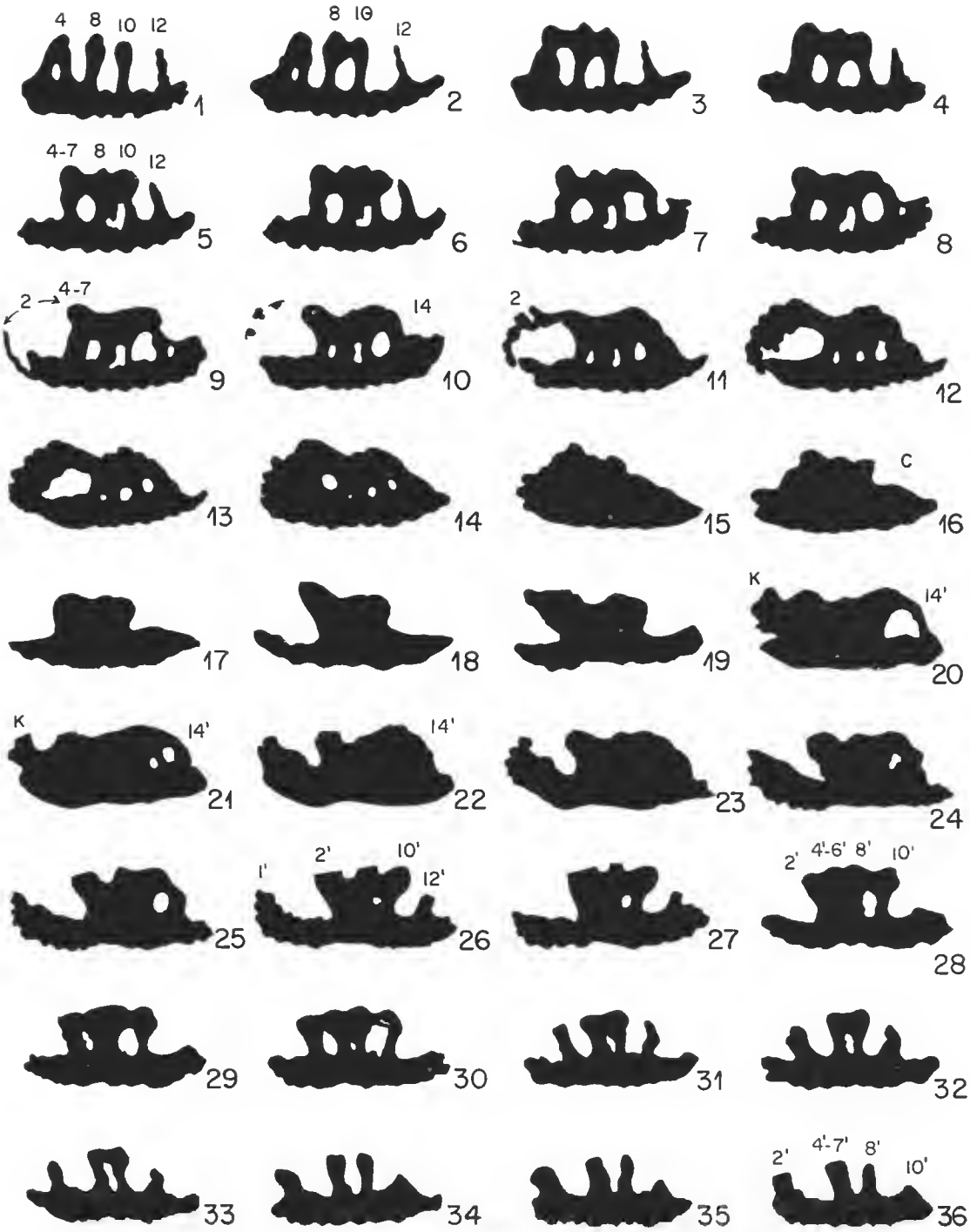
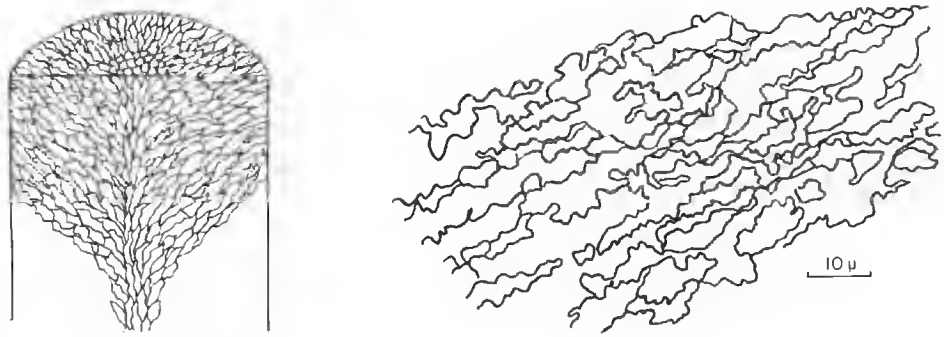


Fig. 17. — Sections tangentielles sériées dans l'échantillon LPB 2286. Espacement moyen : 0,08 mm. Les coupes 2 à 8 montrent la formation de la plate-forme par soudure des parties supérieures repliées des septes. La « perforation » du septe 2, dont on voit le début dans la coupe 9, disparaît complètement dans la coupe 15. Il s'agit donc d'une dépression latérale de ce septe. Les figures 16 à 19 montrent des aspects typiques du profil de la plate-forme. Grossissement : × 7 environ.

par rapport à l'éventail trabéculaire. Cet écartement augmente quand on s'éloigne de la zone de divergence ; il varie de 0,13 à 0,16 mm.

Vers la périphérie du polypier, chaque côte ou chaque septe est constitué d'une rangée assez régulière de trabécules juxtaposées. Par contre, vers le centre du polypier, les sections transversales peuvent recouper des trabécules que l'on replace difficilement dans le prolongement d'un élément radiaire donné. Cette disposition provient de l'irrégularité de la structure axiale du polypier.



18 19

Fig. 18. — Disposition schématique des fibres dans une trabécule.

Fig. 19. — Éch. LPB 2347 : Coupe transversale. Dessin à la chambre claire des fibres dans une région d'un septe où la coupe leur est approximativement parallèle. Ne sont représentées que les limites à fort contraste de polarisation. Noter les indentations.

La totalité du squelette de *C. osismorum* est constituée de fibres organisées en trabécules ; aucune structure lamellaire n'a été observée.

L'observation en nicols croisés de lames très minces (pl. VII, fig. 1) montre au niveau de chaque trabécule une croix noire ; elle est due à la disposition en « jet d'eau », ou, si l'on

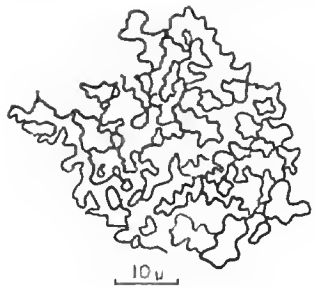


Fig. 20. — Éch. LPB 2278 : Limites des fibres dans une coupe approximativement perpendiculaire aux fibro-cristaux.

préfère, à une disposition des fibres au sein de chaque trabécule qui rappelle la structure sphérulitique. Il en ressort que, dans une coupe perpendiculaire à l'axe d'une trabécule, les fibres présentent une disposition approximativement rayonnante autour du « centre de calcification » ou axe trabéculaire. Dans la région axiale de la trabécule, la plupart des fibres sont pratiquement parallèles à l'axe trabéculaire. Il s'ensuit qu'en coupe transversale

le « centre de calcification » apparaît constitué d'un ensemble de petits polygones irréguliers qui sont en fait les sections transversales des fibres (fig. 20). En s'éloignant du centre on observe des sections de fibres plus allongées. Cependant, elles sont irrégulières. Cet aspect est lié à la morphologie, elle-même irrégulière, des fibres et à leur inclinaison par rapport à la coupe (fig. 18).

Lorsque les trabécules sont coupées obliquement (c'est le cas à la périphérie des coupes transversales du polypier : pl. VII, fig. 2), les fibres montrent bien la disposition en « jet d'eau ». Elles décrivent des courbes infléchies vers les faces latérales du septe. En lames très minces et finement polies, aux forts grossissements, cette courbure est rarement apparente. Cet aspect résulte de la forme rectiligne de la plupart des fibro-cristaux, quelques-uns d'entre eux présentant toutefois une légère courbure.

Dimensions des microéléments

Diamètre

Les coupes parallèles ou perpendiculaires aux fibres montrent des contours irréguliers : renflements, constrictions et indentations (fig. 19 ; pl. VI, fig. 3, 4 ; pl. VII, fig. 4). Ceci s'explique d'une part par les imbrications des fibres entre elles. Celles-ci sont en effet disposées soit en petits faisceaux, soit à peu près parallèlement. Il y a de ce fait une très faible probabilité pour qu'une coupe coïncide à la fois avec l'axe d'une fibre et ses deux extrémités. D'autre part, ces fibres présentent des parties renflées, généralement situées vers leur milieu ou en deçà de leurs extrémités.

Nous donnerons donc deux mesures obtenues à partir de moyennes :
— diamètre des parties renflées : 4 à 8 μ ;
— diamètre des parties rétrécies : 1 à 4 μ.

Le diamètre le plus couramment observé se situe autour de 5 μ.

Indentations

Les fibres présentent des indentations dans lesquelles s'engrènent les boursouflures des fibres voisines.

La profondeur de ces indentations varie de 0,4 à 2 μ. Elle se situe le plus souvent entre 0,5 et 1 μ.

Longueur

C'est la dimension la plus difficile à apprécier. Dans les meilleures coupes il n'est pas aisé de situer les extrémités de chaque élément fibreux, pour les raisons indiquées plus haut, à propos de la mesure du diamètre. L'ordre de grandeur de cette longueur varie de 10 à 40 μ et doit se situer le plus souvent aux alentours de 20 μ.

Les fibres de *Combophyllum* ont une morphologie voisine de celle observée chez la plupart des Tétracoralliaires chez lesquels nous avons fait des observations détaillées de microstructure, notamment : forme renflée et bords denticulés.

Cependant, on est frappé par leurs faibles dimensions : 20 μ de long et 5 μ de diamètre au lieu de 120 μ et 15 μ pour *Dibunophyllum bipartitum* (McCoy) et 80 μ et 10 μ pour *Clisiophyllum keyserlingi* McCoy pour ne citer que ces deux exemples pris dans le Carbonifère. Toutefois, un Cyathopsidae du Carbonifère inférieur du Sahara, *Haplophyllia parvicarinata* Sem. T.-C., 1969, possède des fibres dont les dimensions sont équivalentes à celles que nous venons de voir chez *Combophyllum*.

Chez *C. osismorum*, en coupes parallèles aux fibres, on observe une moindre complexité des variations de teintes de polarisation — au sein de ce qui paraît être le micro-élément fibreux — que chez les espèces de Tétracoralliaires où ces éléments sont plus gros. De même, en coupes perpendiculaires aux fibres, celles-ci ont bien des bords échancrés, mais forment une « mosaïque » également moins complexe (pl. VII, fig. 3). Il semble donc que l'on soit en présence d'éléments fibreux de dimensions relativement faibles et, de ce fait, on discerne mieux leur contour réel que chez beaucoup d'autres Tétracoralliaires possédant des éléments fibreux plus gros.

RELATIONS ENTRE LA MORPHOLOGIE ET LA MICROSTRUCTURE

Les carènes qui ornent les faces latérales des costo-septes et leurs terminaisons sous forme de dents sur le bord distal des septes ou des côtes correspondent au trajet et à l'émergence des trabécules.

Sur le bord des côtes, l'espacement des dents varie de 0,2 à 0,3 mm ; sur le bord des septes il peut varier de 0,4 à 0,5 mm. Ceci s'explique par la disposition en éventail des trabécules. Elles s'élargissent à mesure que l'on s'éloigne de leur lieu de formation : les côtes étant moins larges que les septes, il est normal que l'espacement soit plus grand au bord distal de ces derniers.

Les trabécules costales sont moins bien individualisées que celles de la partie septale. On peut penser néanmoins que leur densité est plus grande que dans les septes, comme le suggère la morphologie.

CROISSANCE

Les études microstructurales (orientation des trabécules et des fibres) montrent qu'à tous les stades de croissance du polypier les éléments radiaires sont des costo-septes, et que leur sécrétion distale, périphérique et proximale, est due au fait que le polype entourait complètement le polypier [1]. L'absence totale d' « épithèque » à rides concentriques en est la preuve flagrante. La croissance est essentiellement centrifuge, moyennement distale et faiblement proximale, surtout dans les premiers stades : ceci explique la forme discoïde du polypier et la différence d'importance entre les côtes et les septes proprement dits. Dans ce polypier très aplati, la présence de la « zone centrale » entourée d'une zone externe à croissance essentiellement centrifuge atteste le fait qu'un premier stade, discoïde et pourvu d'un nombre réduit de septes, a dû se former. Ce stade est grossièrement comparable à la

1. Voir Gill et Semenoff T.-C., 1971 : 49.

« cupule » à 12 septes (= protothèque des auteurs) que LACAZE-DUTHIERS a observée chez le Scléractiniaire actuel *Balanophyllia regia* Gosse (LACAZE-DUTHIERS, 1897 : 178, pl. X, fig. 18). Toutefois, contrairement au cas de *Balanophyllia*, chez *Combophyllum* ce premier stade n'est pas limité par une muraille. On ne peut donc pas parler de protothèque. La caractéristique principale de ce premier stade est l'absence de septes mineurs. Ils apparaissent après les premières dichotomies et sont souvent situés à l'extérieur de la zone centrale ; leur apparition contribue à en marquer la limite.

En examinant les coupes transversales proximales, on serait tenté de croire qu'il y ait eu arrêt dans la croissance du squelette après l'édification de la zone centrale. La preuve en serait fournie par les anomalies relevées dans l'organisation septale au contact des zones centrale et périphérique. Toutefois, il y a continuité en coupe transversale distale entre la zone centrale — non individualisée — et la zone périphérique. Ceci pourrait être dû au fait que, distalement, la surface de discontinuité, si elle existait, serait parallèle au plan de coupe, mais nous n'avons pu la mettre en évidence dans ce cas. On peut noter également qu'en coupe longitudinale, l'individualité de la zone centrale n'est pas très apparente.

L'analogie signalée par G. A. GILL et l'un de nous [1] concerne la morphologie du squelette et en particulier certains caractères : forme discoïde du polypier, absence d'épithèque (en relation avec l'enveloppement du squelette par le polype).

Par contre, chez *Combophyllum* il n'y a pas eu de recourbement du bord latéral du squelette, comme chez *Chomatoseris*. En effet, chez *Combophyllum* on n'observe pas de stades intermédiaires en forme de champignon se recourbant progressivement, comparables à ceux figurés par G. A. GILL (1970, fig. 2, schémas 1*a*-4*a*). La cicatrice de fixation n'a jamais été observée. De plus, la régularité de la disposition des côtes et leur étroite correspondance numérique avec les septes n'est guère compatible avec un tel développement. La densité des septes est la même sur la face proximale et sur la face distale, mais sur cette dernière, les septes mineurs n'apparaissent qu'au bord du disque basal : il n'y a donc aucune marge de variation entre les deux faces.

Par ailleurs, la ligne ondulée qui semble partager en deux moitiés la zone centrale du polypier dans le schéma 2*b* (pl. 1) (GILL et SEMENOFF-T.-C., 1971) ne marque pas une discontinuité. Il s'agit en fait de centres de calcifications (« ligne noire ») de part et d'autre desquels les fibres se dirigent proximalement et distalement.

On peut par contre admettre que la planula s'est fixée pendant un temps très court sur un corps étranger — dont on n'a pas retrouvé la trace — et qui a pu être abandonné. Par la suite, le polypier a dû se développer dans toutes les directions (communication orale de G. A. GILL). En fait, le mode de croissance de *Combophyllum* serait beaucoup plus proche de celui de *Fungia*.

MENSURATIONS

Les différentes mensurations, L, L′, H, P, sont prises comme il est indiqué sur la figure 6, P étant mesuré au niveau des pseudo-fossules alaires perpendiculairement au septum cardinal.

1. Voir GILL et SEMENOFF T.-C., 1971 : 49.

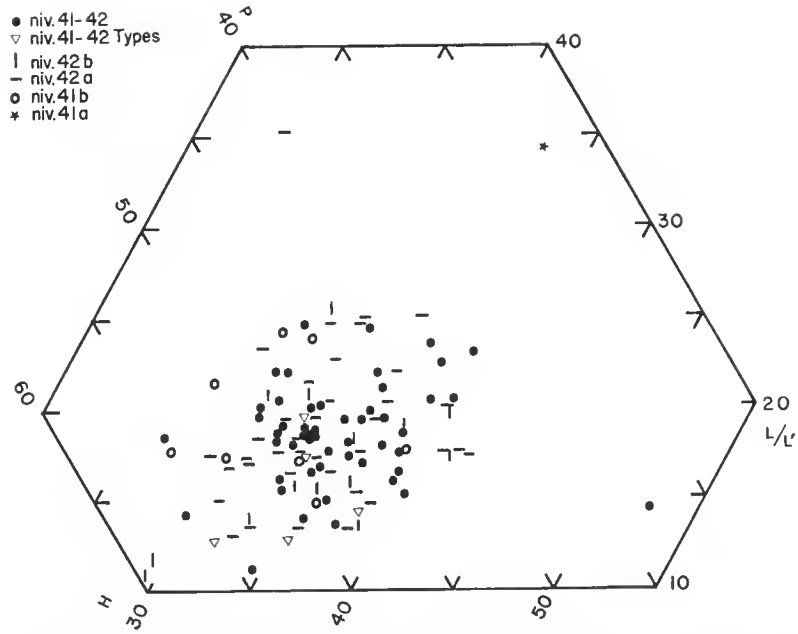


Fig. 21. — Diagramme triangulaire des mensurations de *Combophyllum osismorum*. Les données L/L′ = l, H et P sont transformées respectivement suivant les formules $\frac{l}{l + H + P} \times 100$, $\frac{H}{H + l + P} \times 1000$ et $\frac{P}{P + H + l} \times 100$.

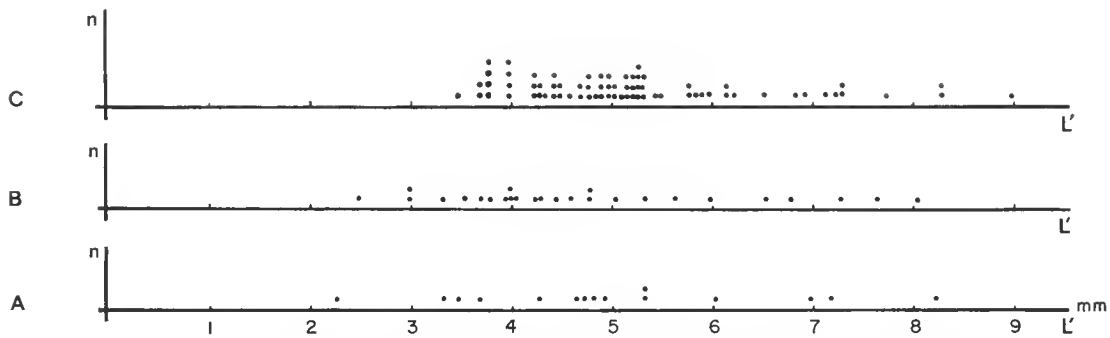


Fig. 22. — Histogramme des L′ : A, échantillons sans columelle ; B, à columelle faible ; C, à columelle forte.

Les échantillons des collections anciennes ou de certaines récoltes relativement récentes proviennent vraisemblablement du niveau 42, mais il est impossible de l'affirmer ; on les considérera donc comme provenant des niveaux 41-42 représentant, dans la coupe de Reun ar C'Hrank, la topozone à *Combophyllum osismorum*.

Une collection récente a été constituée, avec plus de précision, niveau par niveau (41a — 41b — 42a — 42b).

— Le report sur un diagramme triangulaire, dont les 3 pôles sont H, P, L/L′ (fig. 21), des points représentatifs des échantillons, ne permet pas d'établir une discrimination entre les formes des divers niveaux.

— Les trois histogrammes de la figure 22 montrent qu'il n'y a aucune relation entre l'importance de la columelle et la taille des échantillons (représentée par L′). Des formes sans columelle, à columelle faible ou à columelle bien développée se trouvent chez les formes jeunes comme chez les adultes.

— Les variations du diamètre de la plate-forme calicinale (P) en fonction de la taille des individus (L′) sont sans relation avec les fluctuations du caractère columelle ; l'importance de la plate-forme est uniquement liée aux modalités de la croissance (fig. 23).

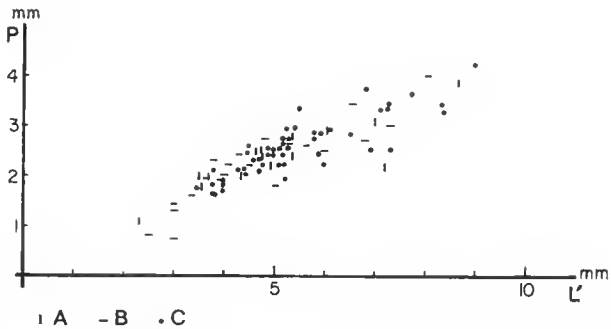


Fig. 23. — Représentation graphique des variations de P en fonction de L′ : A, échantillon sans columelle ; B, à columelle faible ; C, à columelle forte.

— La représentation graphique de l'intervalle de confiance de la moyenne calculée pour L, L′, H et P, dans les niveaux 41b, 42a, 42b, montre que ceux-ci sont largement chevauchants (fig. 25). Le test statistique « t » de différence de moyennes, effectué sur la moyenne de L pour les échantillons du niveau 41b et ceux de 42b, indique une différence non significative au niveau 0,05. L'augmentation de taille des formes les plus récentes que suggère la simple comparaison des moyennes est infirmée par les calculs statistiques.

En conclusion, tous les essais de discrimination de plusieurs formes éventuelles se révèlent vains ; il semble que l'on soit en présence d'une espèce bien homogène du point de vue biométrique et l'intérêt de ces mesures sera de permettre des comparaisons précises avec d'autres espèces.

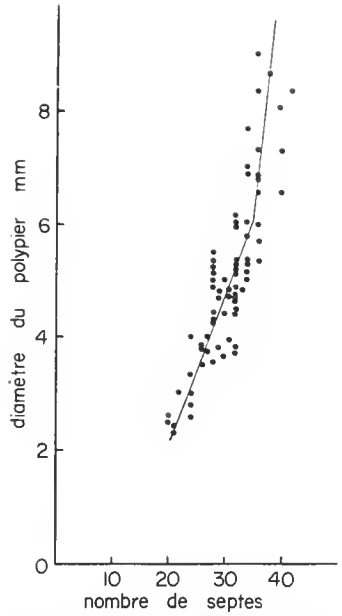


Fig. 24. — Histogramme montrant la courbe de l'augmentation du nombre total de septes par rapport à celle du diamètre du polypier.

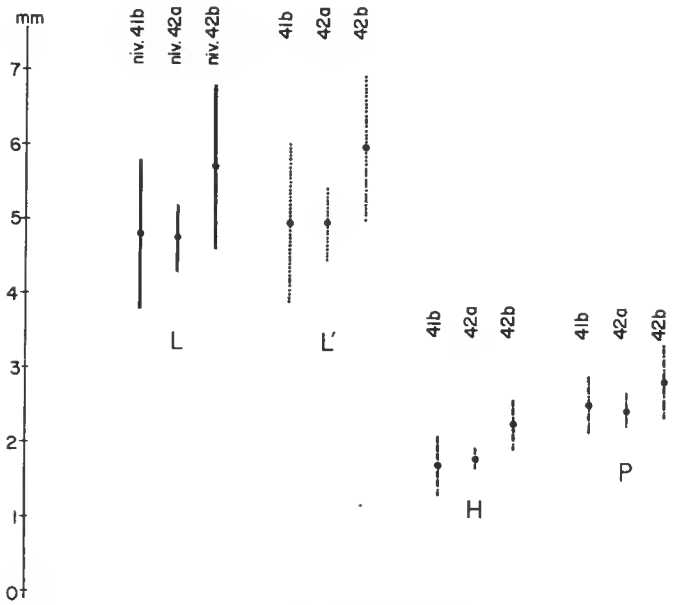


Fig. 25. — Représentation graphique de l'intervalle de confiance de la moyenne pour L, L', H, P en fonction du niveau stratigraphique.

TABLEAU I. — Mensurations des échantillons relevés banc par banc à Reun ar C'Hrank.

N° éch.	L	L'	H	P	Nb total de septes
Niveau 41-42					
ENSM e-103	8,20	8,65	2,60	3,8	38
ENSM e-104	8,40	8,35	2,65	3,3	42
ENSM e-102	6,35	6,05	2,05	2,9	34
ENSM e-105	7,50	7,30	2,55	4,4	40
ENSM e-106	4,90	4,65	1,75	2,5	32
Niveau 41a					
LPB 2196	2,95	3,00	1,05	0,8	24
Niveau 41b					
LPB 2197	3,85	3,80	1,30	2,4	28
LPB 2198	4,60	5,35	1,50	2,6	30
LPB 2199	3,70	⩾ 3,50	1,30	2,0	25 ?
LPB 2200	5,25	5,35	2,15	2,4	36
LPB 2201	4,55	4,85	1,45	2,9	33
LPB 2202	6,45	6,15	2,10	3,0	32
LPB 2203	6,55	7,00	2,25	3,1	34
LPB 2204	3,40	3,55	1,25	1,8	28
Niveau 42a					
LPB 2213	2,20	2,30	0,65	1,1	21
LPB 2214	2,40	2,50	1,20	0,9	20
LPB 2215	4,95	4,50	1,80	2,7	32
LPB 2216	5,00	5,35	1,90	2,8	32
LPB 2217	6,75	7,30	2,45	3,5	36
LPB 2218	5,25	5,50	2,30	2,9	28
LPB 2219	5,25	5,25	1,65	3,0	32
LPB 2220	4,70	5,25	2,15	2,0	28
LPB 2221	5,30	5,30	2,00	2,8	34
LPB 2222	8,10	8,35	2,75	3,5	36
LPB 2223	6,35	6,55	2,00	3,5	40
LPB 2224	4,55	4,75	2,25	2,2	32
LPB 2225	7,25	7,75	2,30	3,7	36
LPB 2226	7,30	7,30	1,80	3,1	35 ?
LPB 2227	6,25	6,85	2,30	3,8	36
LPB 2228	4,80	5,00	2,00	2,5	28
LPB 2229	4,90	5,15	1,70	2,8	28
LPB 2230	6,10	6,55	2,40	2,9	36
LPB 2231	5,00	5,10	2,25	2,3	34 ?
LPB 2232	4,40	4,70	1,75	2,1	32
LPB 2233	3,45	3,65	1,40	2,0	30
LPB 2234	2,70	3,00	1,30	1,4	22
LPB 2235	4,00	4,00	1,65	1,9	27
LPB 2236	3,70	3,95	1,70	2,0	31
LPB 2237	4,75	4,90	1,70	2,6	32
LPB 2238	4,35	4,90	1,65	2,5	28
LPB 2239	4,75	5,35	1,65	2,7	33 ?
LPB 2240	5,85	5,80	2,15	2,9	34
LPB 2241	3,30	3,50	1,35	1,8	26
LPB 2242	3,30	3,85	1,70	1,7	26
LPB 2243	2,70	3,00	1,20	1,5	24
LPB 2244	3,25	3,35	1,25	1,7	24
LPB 2245	3,35	4,00	1,50	2,1	29 ?
LPB 2246	4,90	⩾ 4,45	1,85	2,5	
LPB 2247	5,00	5,30	1,80	2,6	32
LPB 2248	3,85	3,80	1,35	1,7	32
LPB 2249	5,05	5,15	1,80	2,6	32
Niveau 42b					
LPB 2263	—	5,35	2,20	2,3	
LPB 2264	4,80	5,15	2,00	2,9	27 ?
LPB 2265	4,35	4,40	1,95	2,2	30
LPB 2266	—	6,45	2,30	3,3	
LPB 2267	⩾ 7,15	7,70	2,65	3,3	34
LPB 2268	3,60	4,25	2,00	2,0	27
LPB 2275	3,75	3,75	1,50	2,4	27
LPB 2276	2,75	2,95	1,15	1,6	
LPB 2277	± 10,00	± 10,00	3,00	—	
LPB 2278	± 10,00	± 10,00	4,50	—	
LPB 2279	6,75	8,35	2,25	4,8	
LPB 2280	6,65	6,90	2,25	3,6	34
LPB 2281	6,40	6,70	2,35	4,7	
LPB 2282	4,95	5,35	2,05	2,6	34
LPB 2284	7,85	7,25	3,00	—	
LPB 2285	4,90	5,70	1,95	2,7	36
LPB 2286	5,00	5,00	1,95	2,5	
LPB 2287	4,30	4,05	1,50	2,5	
LPB 2288	3,70	3,60	2,10	2,0	

Les formules septales ont été établies pour tous les échantillons. Ne figurent ici que celles des types et de cinq topotypes.

e-103 $\frac{4|5}{4|4}$ e-104 $\frac{5|5}{5|4}$ e-102 $\frac{4|4}{4|3}$ e-105 $\frac{5|5}{4|4}$ e-106 $\frac{4|4}{3|3}$ 2196 $\frac{3|3}{2|2}$ 2203 $\frac{3|4}{4|4}$ 2213 $\frac{2|2}{2|2}$ 2245 $\frac{4|4}{4|4}$ 2267 $\frac{4|4}{4|3}$

TABLEAU II. — Tableau donnant la taille moyenne ($\bar{X}$) des échantillons (exprimée par L') en fonction des caractères de la columelle et de la plate-forme calicinale. (n représente le nombre de données utilisées dans le calcul de la moyenne.)

* Plate-forme à concavité forte

Pas de columelle	*Columelle faible*	*Columelle nette*
Éch. ENSM e-103. Éch. RAC 2, 22. Éch. LPB 2163, 2187, 2192, 2200, 2203, 2216, 2268, 2296. n = 9 $\bar{X}$ = 5,44	Éch. RAC 15. Éch. LPB 2168, 2182, 2190, 2193, 2205, 2223, 2239, 2250 à 2253, 2273, 2274. n = 12 $\bar{X}$ = 5,90	Éch. ENSM e-105, e-104. Éch. RAC 3, 4, 5, 7, 8, 19, 20, 21, 23. Éch. LPB 2166, 2167, 2169, 2172 à 2174, 2175, 2176, 2178, 2180, 2181, 2183, 2191, 2195, 2198, 2199, 2202, 2209 à 2212, 2215, 2217 à 2222, 2224, 2225 2227, 2230, 2232, 2235, 2237, 2240, 2246, 2247, 2249, 2257 à 2263, 2265 à 2267, 2293, 2294. n = 47 $\bar{X}$ = 5,57

** Plate-forme à concavité faible

Pas de columelle	*Columelle faible*	*Columelle nette*
Éch. ENSM e-102. Éch. LPB 2199. n = 2 $\bar{X}$ = 4,75	Éch. RAC 6, 13, 14, 24. Éch. LPB 2226, 2233, 2244, 2245, 2254, 2255, 2270. n = 10 $\bar{X}$ = 4,52	Éch. RAC 9, 16, 17, 18. Éch. LPB 2164, 2165, 2170, 2171, 2179, 2184 à 2186, 2189, 2207, 2208, 2228, 2229, 2231, 2238, 2241, 2242, 2248, 2256, 2272. n = 20 $\bar{X}$ = 4,67

*** Plate-forme à plan convexe

Pas de columelle	*Columelle faible*	*Columelle forte*
Éch ENSM e-106. Éch. LPB 2204, 2213. n = 3 $\bar{X}$ = 3,50	Éch. LPB 2196, 2197, 2214, 2234, 2236, 2243, 2264. n = 7 $\bar{X}$ = 3,50	Éch. LPB 2177. $\bar{X}$ = 4,70

TABLEAU III. — Variations du caractère columelle en fonction de la stratigraphie.

Niveau	*Columelle absente*		*Columelle faible*		*Columelle nette*	
	n	%	*n*	%	*n*	%
41a	—	—	1	—	2	—
41b	4	25 %	3	19 %	9	56 %
42a	3	6 %	16	31 %	32	63 %
42b	1	4,5 %	9	41 %	12	54,5 %

TABLEAU IV. — Tableau donnant, pour les différentes mensurations et par niveau, la moyenne ($\bar{X}$), l'écart-type (s), le nombre de données (n) et l'intervalle de confiance de la moyenne au niveau 5 %.

	L	L'	H	P	
$\bar{X}$	5,16	5,26	1,90	2,55	Niv. 41-42
s	1,287	1,310	0,407	0,617	
n	56	57	56	57	
$\bar{X} \pm t_{0,05}.sm$	4,82 — 5,50	4,91 — 5,61	1,80 — 2,00	2,39 — 2,71	
$\bar{X}$	4,80	4,95	1,66	2,52	Niv. 41b
s	1,205	1,276	0,427	0,429	
n	8	8	8	8	
$\bar{X} \pm t_{0,05}.sm$	3,80 — 5,80	3,89 — 6,01	1,31 — 2,01	2,13 — 2,91	
$\bar{X}$	4,74	4,94	1,80	2,45	Niv. 42a
s	1,335	1,489	0,434	0,711	
n	37	37	37	37	
$\bar{X} \pm t_{0,05}.sm$	4,30 — 5,18	4,45 — 5,43	1,66 — 1,94	2,22 — 2,68	
$\bar{X}$	5,70	5,95	2,25	2,85	Niv. 42b
s	2,142	2,049	0,713	0,911	
n	17	19	19	16	
$\bar{X} \pm t_{0,05}.sm$	4,60 — 6,80	4,97 — 6,93	1,91 — 2,59	2,37 — 3,33	
$\bar{X}$	5,05	5,25	1,90	2,55	Totalité des échantillons
s	1,471	1,631	0,499	0,704	
n	119	122	121	119	
$\bar{X} \pm t_{0,05}.sm$	4,78 — 5,32	4,94 — 5,52	1,81 — 1,99	2,42 — 2,66	

Les espèces du genre **COMBOPHYLLUM**

A notre connaissance, en dehors du type, les espèces rapportées au genre *Combophyllum* sont :

C. (*Microcyclus* ?) *astericus* Weissermel, 1939, Dévonien supérieur, Allemagne (Thuringe) ;
C. brancai Frech *in* Mansuy, 1916, Dévonien, Tonkin ;
C. eifeliense Le Maître, 1952, Emsien supérieur — Eifelien inférieur, Algérie (Saoura) ;
C. germanicum Frech, 1888, Coblencien supérieur, Allemagne (Rhénanie) ;
C. granulosum Le Maître, 1952, Eifelien inférieur, Algérie (Saoura) ;
C. lamellosum Le Maître, 1952, Eifelien inférieur, Algérie (Saoura) ;
C. leonense Milne-Edwards et Haime, 1851, Dévonien, Espagne ;
C. marianum Haime *in* de Verneuil et Barrande, 1855, Dévonien (Coblencien d'après D. Le Maître), Espagne ;
C. multiradiatum Meek, 1868, Dévonien moyen, Canada (Northwest Territories) ;
C. obtusum Sandberger, 1889, Dévonien inférieur, Allemagne (Rhénanie).

Certaines de ces espèces peuvent être éliminées de façon à peu près certaine du genre *Combophyllum* ; pour d'autres, l'insuffisance de la description, souvent liée à la mauvaise conservation du matériel, ne permet pas de se faire une opinion valable.

Combophyllum (*Microcyclus* ?) *astericus*, dont la face proximale n'est pas décrite et ne semble pas conservée (« Dagegen kann der blumenartige Kalköberzug auf dem kleinen Stück wohl nur als eine horizontal ausgebreitete Theka aufgefasst werden »), ne saurait être déterminé dans l'état actuel des choses.

Combophyllum brancai est une espèce qui, d'après H. Fontaine, 1961, possède une épithèque à fines stries d'accroissement concentriques ; elle ne peut donc appartenir au genre *Combophyllum*.

Combophyllum multiradiatum : l'holotype — apparemment le seul échantillon connu — semble très usé et nous ne possédons aucun renseignement sur la face proximale.

Combophyllum obtusum : de cette espèce le seul moule interne du calice est connu ; il s'agit donc d'un échantillon indéterminable.

C. eifeliense, *C. germanicum*, *C. granulosum*, *C. lamellosum*, *C. leonense*, *C. marianum*, par les caractères de la muraille (face proximale) exposant les côtes, peuvent appartenir au genre *Combophyllum*.

La face distale chez *C. eifeliense*, *C. germanicum*, *C. granulosum*, *C. lamellosum*, *C. leonense* montre une plate-forme calicinale surélevée, des septes mineurs peu apparents logés dans le fond des loculi interseptaux et intercalés entre les septes majeurs ; ce sont là des caractères que l'on retrouve chez *Combophyllum osismorum*.

Chez *C. marianum* dont nous avons vu les types, la plate-forme calicinale très développée n'est pas surplombante et les septes mineurs sont relativement longs. Ces caractères ne permettent pas d'exclure cette espèce du genre *Combophyllum*.

Les métaseptes des *Combophyllum* de la Saoura et de *C. leonense* portent des crénelures ; ce caractère les rapproche donc de l'espèce-type. Par contre, chez *C. marianum* ces crénelures n'existent pas.

Aucune des espèces décrites ne présente la moindre trace de protubérance columellaire. Il faut donc considérer ce caractère — d'ailleurs aléatoire — comme spécifique et présent chez *C. osismorum* seulement.

Enfin, la microstructure n'est connue jusqu'à présent que chez l'espèce-type.

A la liste donnée ci-dessus il convient d'ajouter :

Parmasessor ovatus Ludwig, 1869, Coblencien supérieur, Allemagne (Rhénanie).

Parmasessor geinitzi Ludwig, 1869, Dévonien moyen, Indiana (USA).

F. Maurer (1889 : 162, pl. III, fig. 5-7) tente, en effet, de démontrer la synonymie entre *P. ovatus* Ludwig et *Combophyllum germanicum* Frech. Malgré quelques différences qu'on peut noter d'après les figurations (diamètre plus grand et nombre de septes plus élevé chez *P. ovatus* ; disposition tétraradiée plus marquée que dans *C. germanicum*), la synonymie proposée par Maurer pourrait se révéler exacte. Dans ce cas l'espèce *ovatus* serait prioritaire. Mais ce fait ne pourrait être confirmé qu'après examen du matériel original ; celui décrit pas Frech et par Maurer est, en effet, particulièrement mal conservé et mal figuré.

Par ailleurs, la figuration relativement bonne de Ludwig permet d'affirmer que *P. ovatus* est un *Combophyllum*. Si l'on considère *P. ovatus* comme espèce-type du genre *Parmasessor*, ce dernier tombe en synonymie avec *Combophyllum*.

P. geinitzi n'est probablement pas un *Combophyllum* : développement important des quatre fossules ou pseudo-fossules, face proximale fortement bombée et dépourvue de côtes mineures.

Notons, d'autre part, que très peu d'auteurs ont tenu compte des travaux de Ludwig. Celui de 1865-1866 (« Corallen aus paläolitischen Formationen ») a fait l'objet de propositions réitérées pour l'exclusion de cet ouvrage par demande d'une mesure d'exception auprès de la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique (Lang et Smith, 1934 ; Lang, Smith et Thomas, 1940 ; Scrutton, 1969 ; etc.) : nomenclature et classification aberrantes voire fantasques, confusion des espèces, des auteurs, etc.

Cependant, dans le cadre de cette attitude critique justifiée, l'ouvrage de Ludwig (1869 : « Korallenstöcke aus palaeolitischen Formationen ») où cet auteur traite du genre *Parmasessor* est passé inaperçu. Par sa figuration meilleure et ses descriptions plus cohérentes bien que désuètes, il devrait, à notre avis, garder sa place dans la bibliographie.

En conclusion, mis à part le cas de *Combophyllum germanicum* (= *C. ovatus* ?), il ne semble pas qu'il y ait de problèmes de synonymie parmi les espèces décrites de *Combophyllum*.

Le genre *Combophyllum* par sa face proximale se rapproche de *Baryphyllum* Milne-Edwards et Haime, 1850, mais ce dernier en diffère essentiellement par l'absence de septes mineurs et le très grand développement pris par le septe cardinal.

Quant à *Gymnophyllum* Howell, 1945, dont les éléments radiaires sont également exposés sur la face proximale, il en diffère par sa base parfois pédicellée et ses septes majeurs bifurqués.

Répartition stratigraphique et géographique du genre : sommet du Dévonien inférieur — Dévonien moyen. Europe — Afrique du Nord.

En conclusion, nous proposons une nouvelle diagnose du genre *Combophyllum* et de l'espèce-type.

Diagnose du genre *Combophyllum*

Polypier simple, discoïde, de faibles dimensions, dépourvu d'endothèque et d' « épithèque » à stries concentriques. Muraille septothécale formant un disque basal partageant les éléments radiaires en leurs partie costale (face proximale) et septale (face distale). Costoseptes mineurs présents, à partie costale généralement bien développée. Fossule cardinale parfois assez marquée de même que les pseudo-fossules alaires. Pas de fossule antipode. Structure trabéculaire en éventail se traduisant par des carènes et des dents plus ou moins développées.

Diagnose de l'espèce *Combophyllum osismorum*

Combophyllum à plate-forme centrale bien développée et surplombante, généralement munie d'une protubérance columellaire. Fossule profonde, munie d'un septe cardinal réduit. Côtes majeures et mineures également développées, et dont l'épaisseur est égale à la largeur des loculi intercostaux. Structure axiale nettement individualisée dans les coupes transversales proximales.

Diamètre du stade adulte : 6 à 8 mm. Nombre total de septes (chez l'adulte) : 30 à 40.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BABIN, C., 1964. — Présence de Lamellorthoceratidae C. Teichert, 1961, dans l'Eifélien du Finistère. *C. R. Soc. géol. Fr.* (4) : 142-143.

BARROIS, Ch., 1877. — Le terrain dévonien de la rade de Brest. *Ann. Soc. géol. Nord*, **4**, 1876 (1877) : 59-105.

— 1889. — Note sur l'existence du terrain dévonien supérieur à Rostellec. *Ann. Soc. géol. Nord*, **16**, 1888 (1889) : 132-142.

— 1898. — Des relations des mers dévoniennes de Bretagne avec celles des Ardennes. *Ann. Soc. géol. Nord*, **27** : 231-259.

BASSLER, R. S., 1937. — The palaeozoic Rugose Coral family Paleocyclidae. *J. Paleont.*, **11** (3) : 189-201, pl. XXX-XXXII.

BIRENHEIDE, R., 1971. — Untersuchungen an *Microcyclus clypeatus* (Goldfuss) (Rugosa ; Mitteldevon). *Senckerberg. Leth.*, **52** (5-6) : 501-527, fig. 1-18, pl. 1-4.

BROWN, T. C., 1907. — Developmental stages in *Streptelasma rectum* Hall. *Am. J. Sci.*, **23** : 277-284, 13 fig.

BULTYNCK, P., 1970. — Révision stratigraphique et paléontologique (Brachiopodes et Conodontes) de la coupe type du Couvinien. *Mém. Inst. Géol. Univ. Louvain*, **26** : 1-152, 1-16, pl. I-XXXIX.

CARRUTHERS, R. G., 1906. — The primary septal plan of the Rugosa. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 7, **28** : 356-362, fig. 1, 7, pl. IX.

COLLIN, L., 1912. — Étude de la région dévonienne occidentale du Finistère. Thèse : 1-470, fig. 1-17, pl. I-II, 1 carte.

DUERDEN, J. E., 1906. — The morphology of the Madreporaria — VIII. The primary septa of the Rugosa. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 7, **18** : 226-242, fig. 1-21.

FAUROT, L., 1909. — Affinités des Tétracoralliaires et des Hexacoralliaires. *Ann. Paléont.*, **4** : 69-108, fig. 1-21.

FEDOROWSKI, J., 1965. — Lindstroemiidae and Amplexocariniidae (Tetracoralla) from the Middle Devonian of Skaly, Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Paleont. Polonica*, **10** (3) : 335-355, fig. 1-3, pl. I-IV.

FONTAINE, H., 1961. — Les Madréporaires paléozoïques du Vietnam, du Laos et du Cambodge. *Arch. Géol. Vietnam*, (5) 1959, 1 vol., 276 p. + atlas 35 p.

FRAUNFELTER, G. H., et J. C. ENGSTROM, 1970. — Development of the Rugose Coral *Microcyclus discus* Meek and Worthen from the Devonian of Illinois and Missouri. *J. Paleont.*, **44** (6) : 1085-1091, fig. 1-6, pl. CL.

FRECH, F., 1888. — Geologie der Umgegend von Haiger bei Dillenburg (Nassau). *Abh. geologischen Specialkarte Preussen Thüringischen Staaten*, **8** (3) : 223-258, pl. II-III.

FRECH, F., *in* RICHTHOFEN, 1911. — China — Fünfter Band enthaltend die abschliessende Palaeontologische Bearbeitung der Sammlungen F. von Richthofens. Berlin, **5** : I-XII + 1-289, pl. XXXI.

GILL, G. A., 1970. — Anomalies dans la constitution du squelette des coraux Microsolénides simples. *Bull. Soc. géol. France*, 7e sér., **12** (2) : 378-383, fig. 1-2, pl. XX.

GILL, G. A., et P. SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, 1971. — Analogie entre la structure du squelette chez les coraux *Combophyllum* (Dévonien) et *Chomatoseris* (Jurassique), en relation avec leur mode de vie. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **273** : 49-50, pl. I.

GLINSKI, A., 1963. — Neue Gattungen der Metriophyllinae (Rugosa) aus dem Devon des Rheinlandes. *Senckenberg. Leth.*, **44** (4) : 321-339, fig. 1-7, pl. LV.

GUILCHER, A., 1954. — Toponymie de la rade de Brest et de ses abords. *Ann. Hydrograph.*, 4e sér., **5** : 157-195.

HILL, D., 1956. — Rugosa. *In* : R. C. MOORE, Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F : 233-324, fig. 165-219.

HOWELL, B. F., 1945. — New Pensylvanian Paleocyclid Coral from Oklahoma. *Bull. Wagner Free Inst. Sci.*, **20** (1) : 1-4, 1 pl.

HUPE, P., 1960. — Les zones stratigraphiques. *Bull. BRGM*, sér. Inform. géol., (49) : 1-20.

JEFFORDS, R. M., 1955. — Septal arrangement and ontogeny in the porpitid corals. University of Kansas. *Paleontological contributions* : 1-16, fig. 1-3, pl. I-III.

LACAZE-DUTHIERS, H. DE, 1897. — Faune du Golfe du Lion. Coralliaires. Zoanthaires sclérodermés. (Deuxième mémoire). *Arch. Zool. exp. gén.*, sér. 3, **5** : 1-249, pl. 1-12, 10 fig.

LANG, W. D., & S. SMITH, 1934. — Ludwig's « Corallen aus paläolitischen Formationen » and the genotype of *Disphyllum* de Fromentel. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 10, **13** (73) : 78-81.

LANG, W. D., S. SMITH & H. D. THOMAS, 1940. — Index of Palaeozoic Coral Genera. British Museum of Natural History, London, 1 vol., 221 p.

LECOMPTE, M., 1952. — Madréporaires paléozoïques. *in* : J. PIVETEAU, Traité de Paléontologie, **1** : 419-538.

LE MAÎTRE, D., 1952. — La faune du Dévonien inférieur et moyen de la Saoura et des abords de l'Erg El Djemel (Sud Oranais). Matériaux pour la carte géologique de l'Algérie, Ire sér., *Paléontologie* (12) : 1-170, fig. 1-7, pl. I-XXII.

LISON, L., 1958. — Statistique appliquée à la biologie expérimentale. Gauthier Villars éd., Paris, 346 p.

LUDWIG, R., 1865-1866. — Corallen aus paläolotischen Formationen. *Palaeontographica*, **14** (4) 1865 : 133-172 ; **14** (5-6) 1866 : 173-244, pl. 31-72.

— 1869. — Korallenstöcke aus palaeolitischen Formationen. *Palaeontographica*, **17** (3) : 129-135, pl. XXIX, XXX.

MANSUY, H., 1916. — Faunes paléozoïques du Tonkin septentrional. *Mém. Serv. géol. Indochine*, **5** (4) : 1-23, pl. I.

MAURER, F., 1889. — Palaeontologische Studien im Gebiet des rheinischen Devon. 7 : Mittheilungen über Synonymen aus der Fauna des rechtsrheinischen Unterdevon. *Neues Jahrb. Min. Geol. Palaeont.*, **2** : 149-172, pl. III.

MEEK, F. B., 1868. — Remarks on the geology of the valley of Mackenzie river with figures and descriptions of fossils from that region, in the Museum of the Smithsonian Institution, chiefly collected by the late Robert Kennicott, Esqu. *Trans. Chicago Acad. Sci.*, **1** (1) : 61-114, pl. XI-XV.

MILNE-EDWARDS, H., & J. HAIME. — A Monograph of the British Fossil Corals. Introduction. *Palaeont. Soc.*, London : I-LXXXV.

MILNE-EDWARDS, H., et J. HAIME, 1851. — Monographie des Polypiers fossiles des terrains paléozoïques. *Arch. Mus. Hist. nat., Paris*, **5**, 502 p., pl. I-XX.

MORZADEC, P., 1969. — Le Dévonien de la rive nord de la rivière du Faou (Finistère), étude stratigraphique, étude des Trilobites. *Bull. Soc. géol. minéral. Bretagne*, n. sér., 1968 (1969) : 1-58, fig. 1-4, pl. I-IX.

PLUSQUELLEC, Y., 1965. — Le genre *Pleurodictyum* Goldfuss et genres morphologiquement voisins du Dévonien du Synclinorium médian armoricain. *Trav. Lab. Géol. C.S.U. Brest* (Paléontologie) : 1-79, fig. 1-18, pl. I-V.

— 1971. — Révision du genre *Microcyclus* Meek et Worthen, 1868 (Tétracoralliaire). *Annl. Soc. géol. Nord*, **91** : 129-139, fig. 1-9, pl. VI-VII.

SANDBERGER, F., 1889. — Ueber die Entwicklung der unteren abtheilung des devonischen Systems in Nassau, verglichen mit jener in anderen Ländern. Nebst einem paläontologischen Anhang. Wiesbaden : 1-107, 1 tabl., pl. I-V.

SCHINDEWOLF, O. H., 1942. — Zur Kenntnis der Polycoelien und Plerophyllen. Eine Studie über den Bau der « Tetrakorallen » und ihre Beziehungen zu den Madreporarien. *Abhand. Reichsamts für Bodenforschung*, n. f. (204) : 1-324, fig. 1-155, pl. I-XXXVI.

— 1952. — Korallen aus dem Oberkarbon (Namur) des oberschlesischen Steinkohlen-Beckens. *Akad. Wiss. Literatur. Abh. Math. Natur. Klasse* (4) : 146-223, fig. 1-29, pl. I-II.

SCHOUPPE, A. V., & P. STACUL, 1961. — Die Axialstruktur der Pterocorallia. *Neues Jb. Geol. Paläont.*, Abh. **112** (3) : 1-280, fig. 1-10, pl. 32.

SCRUTTON, C. T., 1969. — The case for the suppression of R. Ludwig's « Corallen aus paläolitischen Formationen » (*Palaeontographica*, **14** : 133-244 ; 1865-66) for the purposes of zoological Nomenclature. *Bull. zool. Nomencl.*, **25** (parts 4/5), January 1969 : 156-161.

SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, P., 1969. — Contribution à l'étude des Madréporaires simples du Carbonifère du Sahara Occidental. Thèse Sciences, Paris.

SUTHERLAND, P. K., & B. N. HAUGH, 1969. — The discoid Rugose Coral *Gymnophyllum* : growth form and morphology. Stratigraphy and Palaeontology. Essays in honour of Dorothy Hill. A.N.U. Press, Canberra : 27-42, fig. 1-11, pl. III-IV.

VERNEUIL, E. DE, 1850. — Note sur les fossiles dévoniens du district de Sabero (Léon). *Bull. Soc. géol. France*, 2e sér., **7** : 155-186, pl. II, III, IV.

VERNEUIL, E. DE, et BARRANDE, 1855. — Description des fossiles trouvés dans les terrains silurien et dévonien d'Almaden d'une partie de la Sierra Morena et des montagnes de Tolède. *Bull. Soc. géol. France*, 2e sér., **12** : 964-1025, pl. XXIII-XXIX.

WEISSERMEL, W., 1939. — Die Korallen des thüringischen Devons. I : Korallen aus Oberdevon im westlichen Schiefergebirge Thüringens. *Jahr. Preuss. Geol. Land. Berlin*, **59** : 353-369, 1 fig., pl. XIV.

Manuscrit déposé le 19 juin 1972.

Combophyllum osismorum Milne-Edwards et Haime, 1851.

Tous les échantillons proviennent de la base du Dévonien moyen de Reun ar C'Hrank en Lanvéoc (Finistère), sauf les échantillons LPB 2350 et 2351 (pl. III, fig. 6, 9) provenant de Prioly en Rosnoën (Finistère), même niveau.

Les échantillons figurés appartiennent aux collections de l'École des Mines de Paris (ENSM), du laboratoire de Géologie de la Faculté Catholique de Lille (RAC) et du laboratoire de Paléontologie de la Faculté des Sciences de Brest (LPB). Le costo-septe cardinal se trouve toujours en haut de la figure. Les protoseptes sont repérés par des triangles, dans la mesure du possible.

Photographies non retouchées.

Pour les photographies des planches I à III, les échantillons ont été blanchis au NH_4Cl.

PLANCHE I

Fig. 1. — Figures originales de Milne-Edwards et Haime, 1851 (pl. 2, fig. 2, 2a, 2b, 2c). Grossissement non précisé, environ × 4 pour les figures 1a, 1b, 1c, figure 1d grandeur naturelle.
1a, face distale ; 1b, face proximale ; 1c, profil ; 1d, profil.

Fig. 2. — Éch. ENSM e-104. Matériel original.
2a, face distale ; 2b, face proximale ; 2c, profil, vue alaire droite.

Fig. 3. — Éch. ENSM e-103. Matériel original.
3a, face distale ; 3b, face proximale (remarquer la crénelure des côtes) ; 3c, profil, vue alaire gauche ; remarquer la hauteur du dernier métasepte formé (costo-septe majeur) à droite du septe alaire.

Figures 2 et 3 : grossissement × 7.

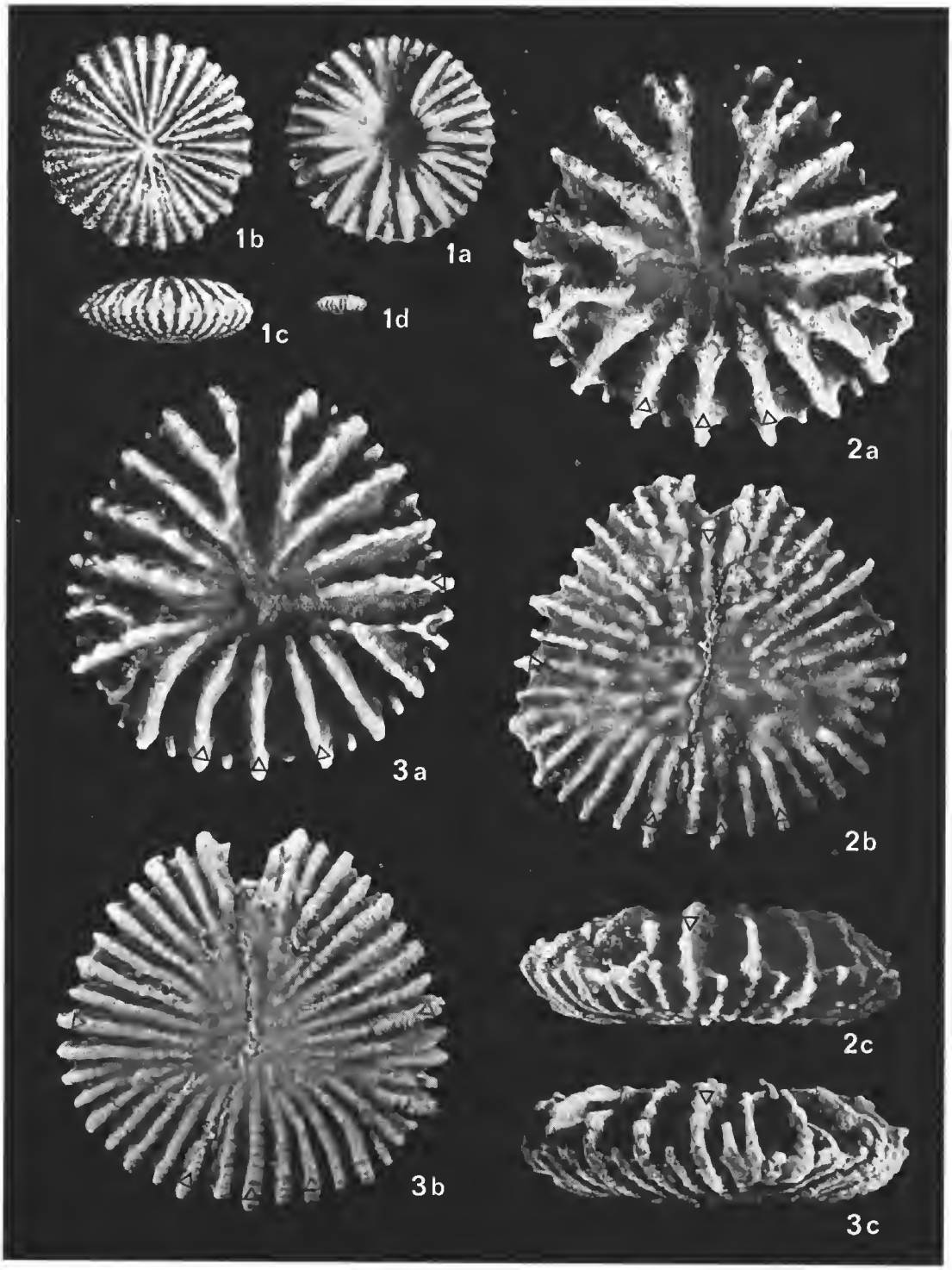


PLANCHE I

PLANCHE II

Fig. 1. — Éch. ENSM e-102 : lectotype.
1a, face distale ; 1b, face proximale ; 1c, profil, vue alaire gauche.
Fig. 2. — Éch. ENSM e-106. Matériel original.
2a, face distale ; 2b, profil, vue alaire gauche ; remarquer la hauteur du dernier septe formé et sa disposition contratingente.
Fig. 3. — Éch. ENSM e-105. Matériel original.
3a, face distale ; septes fortement carénés ; 3b, profil, vue alaire gauche.
Fig. 4. — Éch. RAC 5 : face distale.
Fig. 5. — Éch. RAC 8 : face distale.
Fig. 6. — Éch. LPB 2213 : face distale ; forme très jeune à fossule cardinale peu marquée et costo-septe cardinal apparent sur toute sa longueur.
Fig. 7. — Éch. LPB 2234 : face distale.
Fig. 8. — Éch. LPB 2166 : face distale, le processus columellaire correspond à la protubérance située au point de convergence des costo-septes alaires.
Fig. 9. — Éch. LPB 2196 : face distale, plate-forme centrale mal individualisée.
Fig. 10. — Éch. LPB 2190 : profil ; échantillon cassé suivant C-K, remarquer les carènes sur les septes.
10a, moitié gauche, costo-septe cardinal en bas et à droite de la figure ; 10b, moitié droite, plate-forme centrale concave et nettement surplombante bien visible du côté droit.

Toutes les figures : grossissement 7.

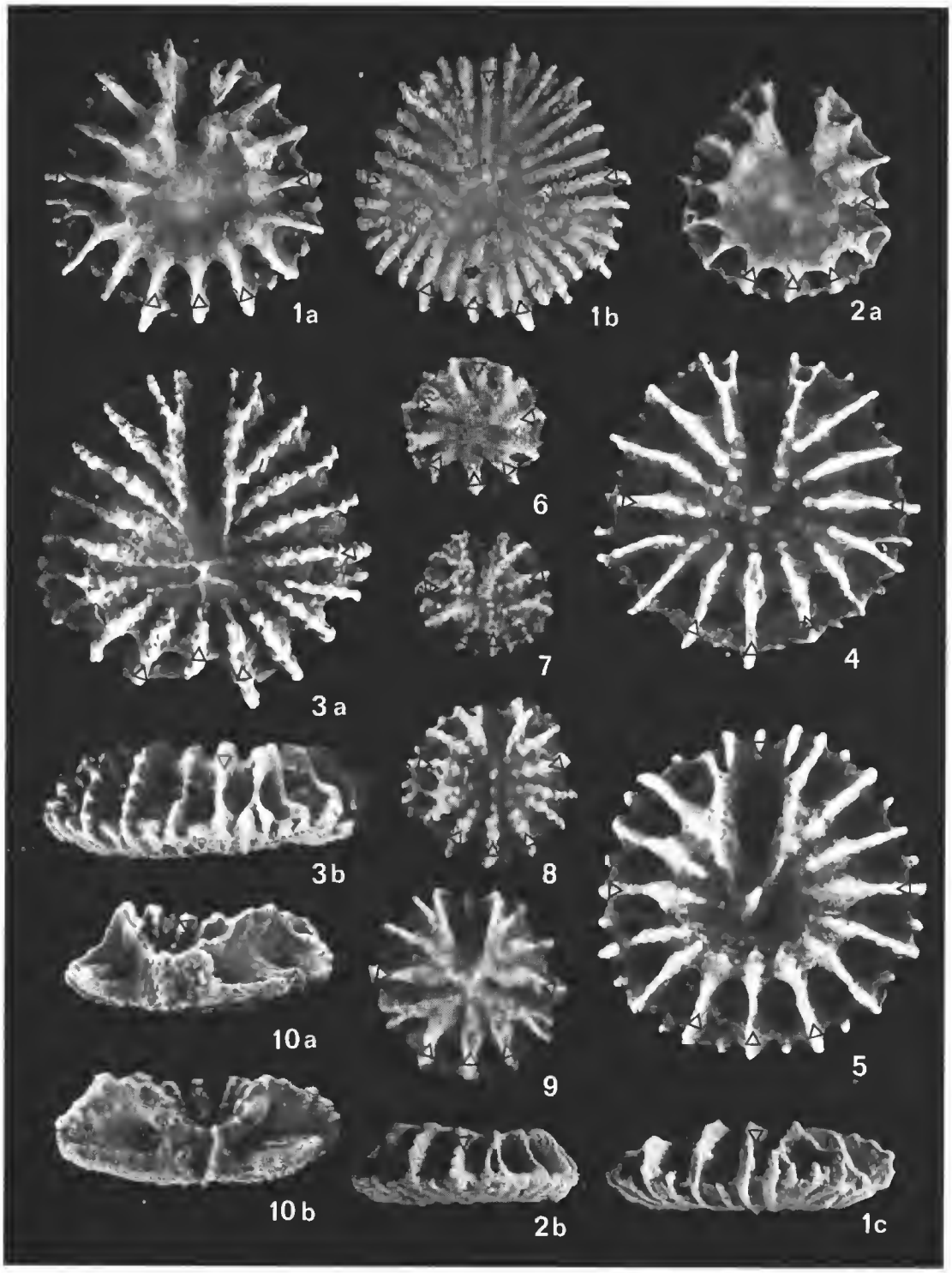


PLANCHE II

PLANCHE III

Fig. 1. — Éch. LPB 2203 : face distale, processus columellaire absent.

Fig. 2. — Éch. LPB 2167 : face distale, le processus columellaire paraît en relation étroite avec le septe antipode (K).

Fig. 3. — Éch. RAC 11 : face distale, forme tératologique, protoseptes non repérés.

Fig. 4. — Éch. LPB 2175.

4a, face distale ; 4b, profil, vue alaire droite, remarquer la disposition en éventail des carènes et leur terminaison sous forme d'un gros nodule sur la tranche du septe.

Fig. 5. — Éch. LPB 2194 : face distale, forme aberrante, plate-forme centrale presque inexistante.

Fig. 6. — Éch. LPB 2351 : échantillon décalcifié, moulage naturel de la face distale, montrant le fond des loculi interseptaux et au centre de l'échantillon — sous forme d'un vide — la structure axiale.

Fig. 7. — Éch. LPB 2174 : face distale, nette disposition contratingente des métaseptes majeurs dans le secteur alaire-périantipode droit.

Fig. 8. — Éch. LPB 2180 : face distale.

Fig. 9. — Éch. LPB 2350 : mêmes remarques que pour la figure 6. Aucune trace du septe cardinal, même dans la partie tout à fait interne de la fossule. Les septes mineurs sont visibles dans leur partie interne (dépression allongée sur le moulage des loculi interseptaux), s'estompent ensuite puis réapparaissent à la périphérie du polypier.

Fig. 10. — Éch. LPB 2166 : profil, vue alaire droite ; face distale : voir pl. II, fig. 8.

Toutes les figures : grossissement × 7.

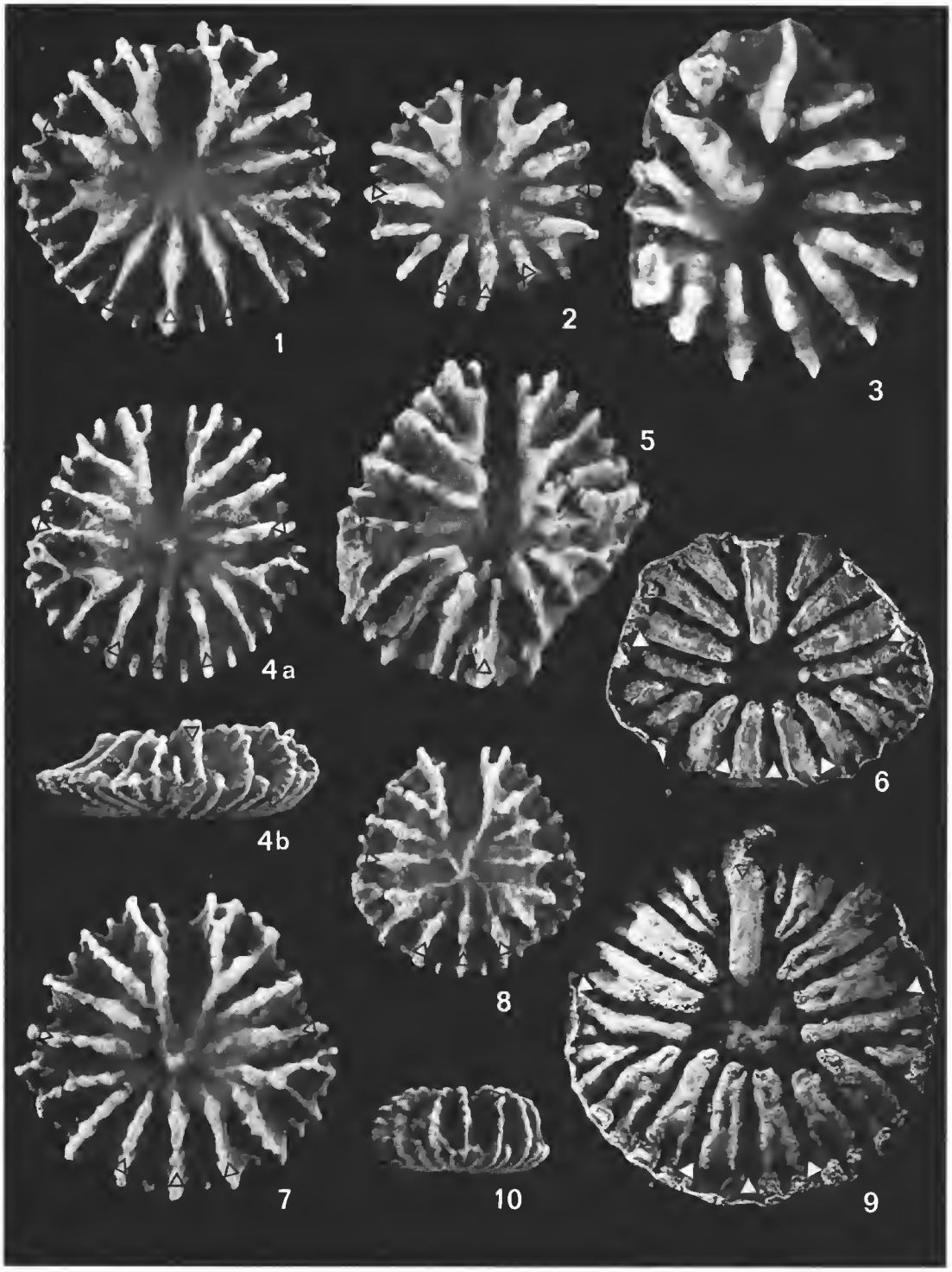


PLANCHE III

PLANCHE IV

Fig. 1. — Éch. LPB 2310 : coupe transversale proximale.

1a, ensemble × 10 ; 1b, détail de la zone centrale × 35. Remarquer la disposition des protoseptes. Les périantipodes et les alaires se divisent à la périphérie de la zone centrale. Au centre ils butent contre l'axial-septum mais sans rayonner d'un même point.

Fig. 2. — Éch. LPB 2304 : coupe transversale légèrement oblique. Distale à gauche, elle est plus profonde à droite.

2a, ensemble 10 ; 2b, détail de la zone centrale, montrant les protoseptes et les bifurcations des septes périantipodes et alaires. Grossissement : × 21.

Fig. 3. — Éch. LPB 2309 : coupe transversale.

3a, ensemble × 10 ; 3b, détail de la zone centrale montrant les « lignes noires » des septes ; les protoseptes sont irrégulièrement disposés et sont de ce fait plus difficiles à reconnaître.

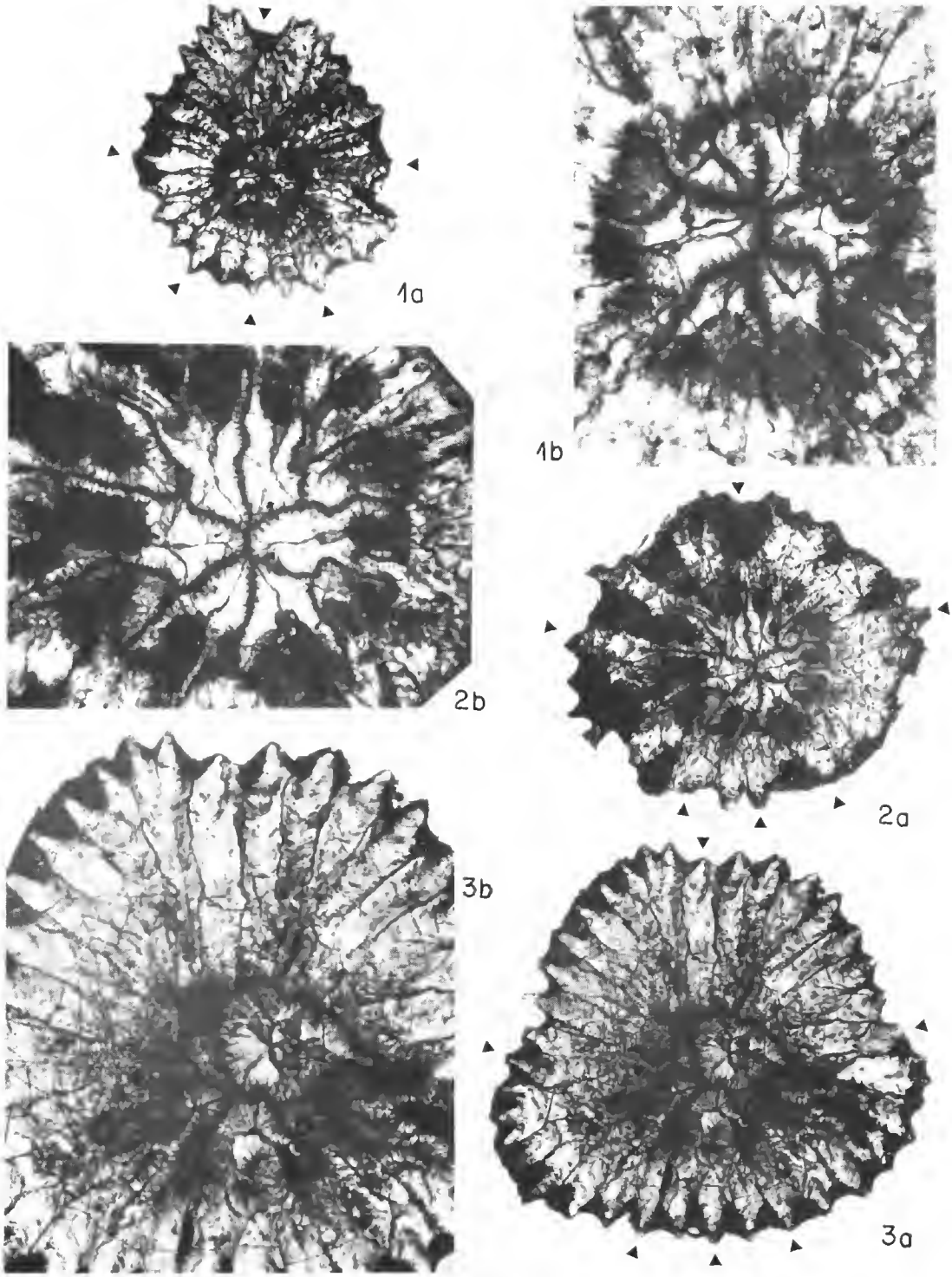


PLANCHE IV

PLANCHE V

Fig. 1. — Éch. LPB 2283 : coupe transversale proximale × 15 (nicols croisés). Se reporter à la légende de la figure 10.

Fig. 2. — Éch. LPB 2279.

2a, coupe longitudinale perpendiculaire au plan C-K × 18. Remarquer les angles rentrants remplis de gangue aux extrémités de la coupe. Dans la partie gauche de celle-ci une zone circulaire est également remplie de gangue. Ces creux sont dus à ce que la coupe passe par des dépressions latérales des septes.

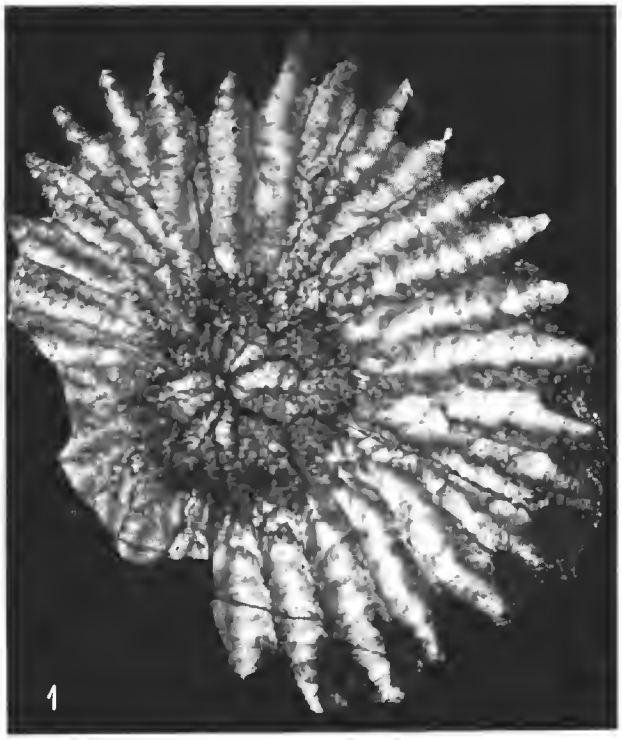
2b, détail de la zone axiale de la même coupe × 43,5 (nicols croisés). Deux lames septales de la zone centrale dont les « lignes sombres » sont bien visibles, traversent toute l'épaisseur du polypier depuis la face proximale jusqu'à la face distale, où elles sont à l'origine de protubérances columellaires.

Fig. 3. — Éch. LPB 2308 a : coupe tangentielle × 15.

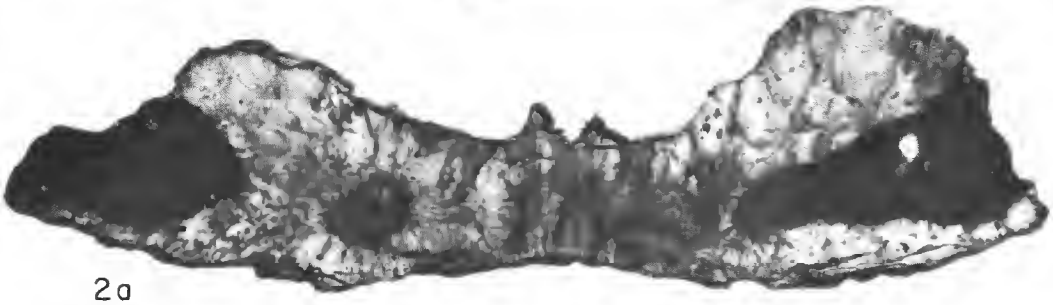
Les septes majeurs sont biconcaves et non perforés. A la partie inférieure, muraille septothécale formée par les parties épaissies contiguës des costo-septes des deux ordres. Partie supérieure : plate-forme calicinale formée par les parties renflées jointives des septes majeurs.

Fig. 4. — Éch. LPB 2307 a : coupe tangentielle × 15 (nicols croisés). Mêmes remarques que pour la figure 3. Les septes anastomosés sont probablement les derniers formés dans les quadrants antipode et cardinal.

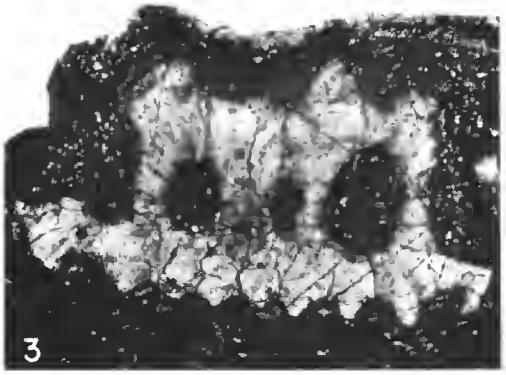
2b



1



2a



3

4

PLANCHE V

PLANCHE VI

Fig. 1. — Éch. LPB 2344 a : coupe longitudinale C-K.

1a, × 15. La section passe dans la fossule cardinale (C) et recoupe une partie de l'un des derniers métaseptes formé dans cette région (flèche). A droite, septe (probablement antipode, montrant la disposition en éventail des trabécules).

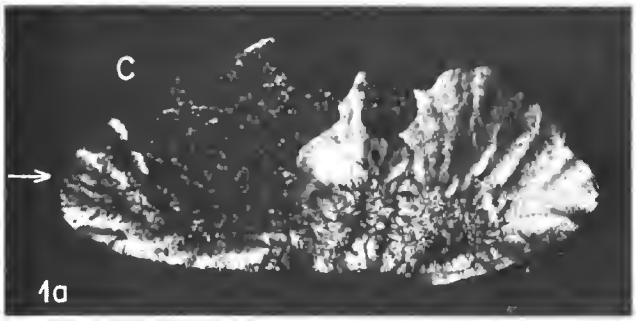
1b, détail × 33. A gauche trabécule horizontale du costo-septe cardinal. Au centre et à droite, disposition des trabécules de la zone centrale. On peut supposer qu'à la base de la partie axiale du polypier le bord costal aurait été érodé.

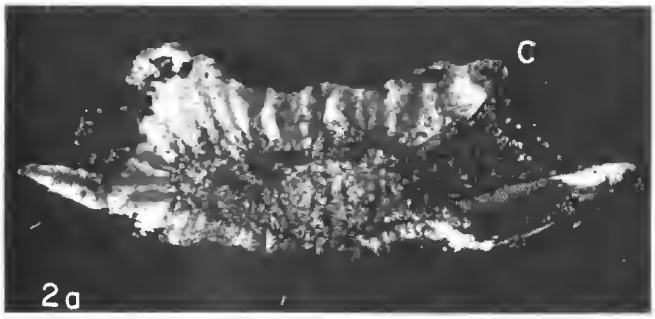
Fig. 2. — Éch. LPB 2323 b : coupe longitudinale parallèle au plan C-K.

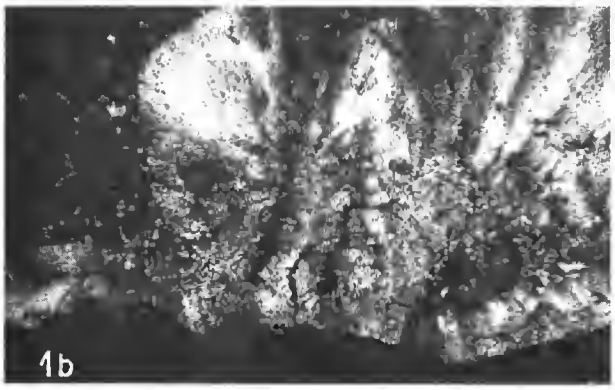
2a, × 15 ; 2b, détail (× 43) de la partie centrale de la base de la coupe longitudinale.

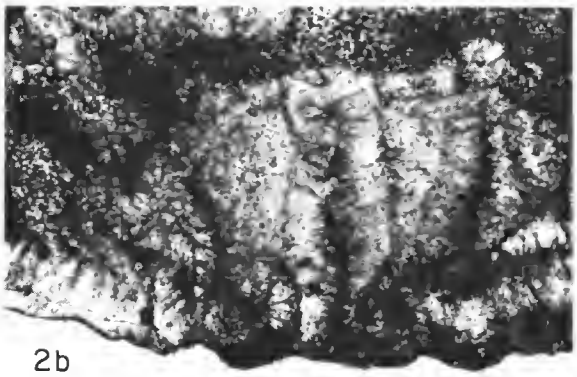
Fig. 3 et 4. — Éch. LPB 2345 : détails dans une coupe très mince ultra-polie transversale × 1200. Fibres plus ou moins rectilignes et irrégulières imbriquées les unes dans les autres. Noter les parties rétrécies et renflées ainsi que leurs contours denticulés.

Nicols croisés dans toutes les figures, sauf la figure 2b.









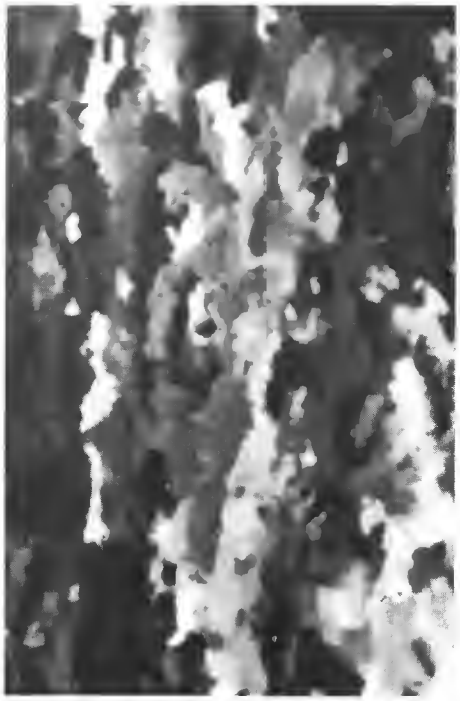


PLANCHE VI

PLANCHE VII

Fig. 1. — Éch. LPB 2349 (× 100) : coupe transversale dans un septe, perpendiculaire aux trabécules. Structure en « jet d'eau » donnant en nicols croisés des extinctions en croix des ensembles de fibres approximativement parallèles aux plans de polarisation. Au centre de chaque trabécule, les fibres sont « éteintes », étant parallèles à l'axe optique du microscope.

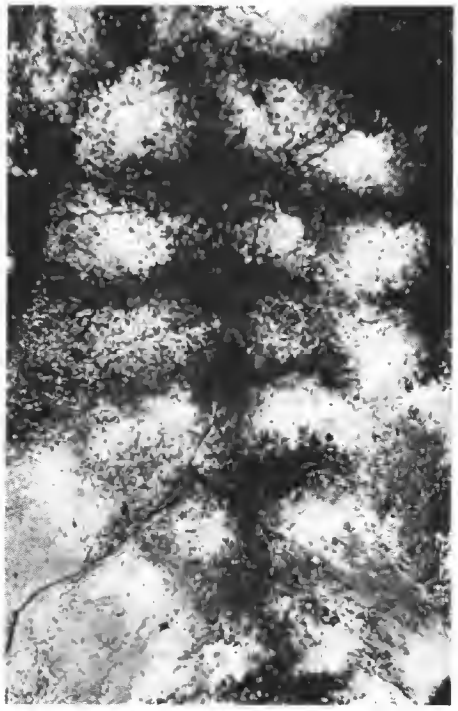
L'axe et la périphérie du polypier sont situés respectivement en dessous et au-dessus de la photo.

Fig. 2. — Éch. LPB 2345 (× 250) : détail du bord périphérique d'un septe en lame ultra-polie. Disposition en « jet d'eau » des fibres.

Fig. 3. — Éch. LPB 2348 (× 1200) : coupe perpendiculaire aux fibres en lame ultra-polie. Disposition en mosaïque. Le contour de chaque élément est relativement simple. On remarque cependant des protubérances et des indentations qui s'engrènent les unes dans les autres.

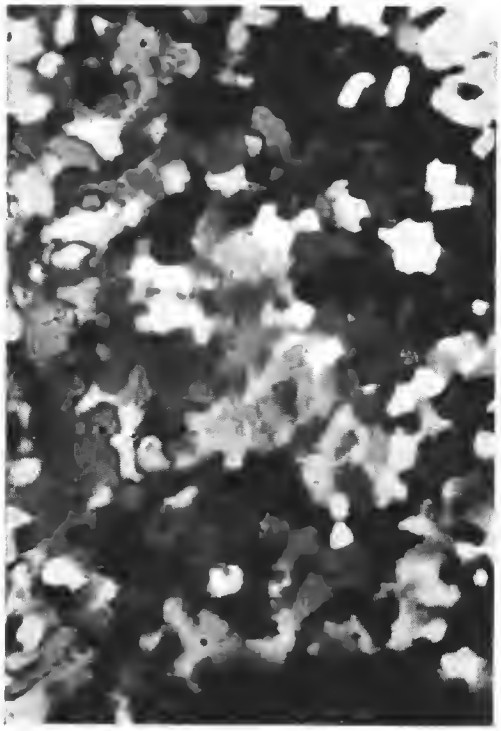
Fig. 4. — Éch. LPB 2346 (× 1200) : coupe transversale, détail. Fibres montrant leurs bords denticulés.

Toutes les photos en nicols croisés.



1

2



3

4

PLANCHE VII

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 100, nov.-déc. 1972,
Sciences de la Terre 20 : 411-462.

Achevé d'imprimer le 31 juillet 1973.

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

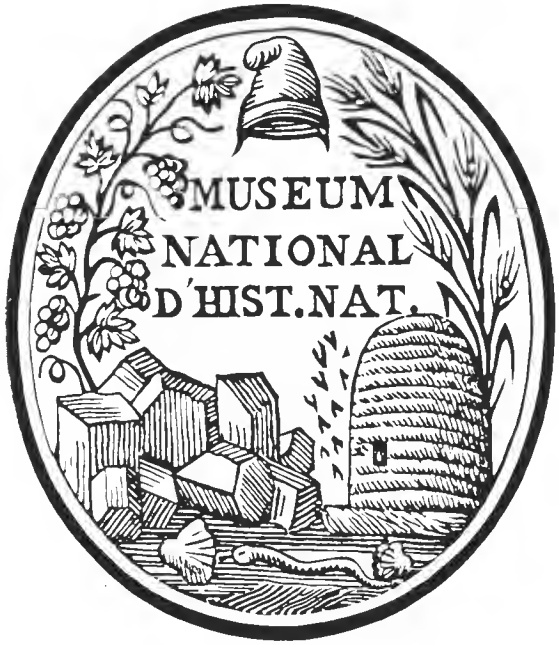
Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.